Feinstruktur und Bildung peritrophischer Membranen bei Crustaceen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Freien Universität Berlin

Vorgelegt von

Rudolf Georgi

aus Berlin

1969

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG, Würzburg

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548902_0035

Veröffentlichung in zwei Teilen gemäß Genehmigung des Dekans
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin
vom 18. 2. 1969

Teil I: Feinstruktur peritrophischer Membranen von Crustaceen
Z. Morph. Tiere 65, 225—273 (1969)
Teil II: Bildung peritrophischer Membranen von Decapoden
Z. Zellforsch. 99, 570—607 (1969)
Springer-Verlag Berlin · Heidelberg · New York

Erster Gutachter: Prof. Dr. Werner Peters, Düsseldorf
Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Georg Kümmel, Berlin
Tag der letzten mündlichen Prüfung: 2. Juni 1969
Tag der Promotion: 14. Juli 1969

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Z. Morph. Tiere 65, 225—273 (1969)

Feinstruktur peritrophischer Membranen von Crustaceen* **

Rudolf Georgi

I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin
(Direktor Prof. Dr. G. Kümmel)
und Abteilung für Elektronenmikroskopie
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin
(Leitung: Prof. Dr. E. Ruska und Prof. Dr. E. Wiesenberger)

Eingegangen am 18. April 1969

Fine Structure of Peritrophic Membranes in Crustacea

Abstract. The peritrophic membranes, which in several groups of animals are produced by midgut epithelia, have been investigated most thoroughly in insects. The following results concern Crustacea: In the peritrophic membranes chitin containing microfibrils are embedded in the ground substance consisting of proteins and mucopolysaccharides. In addition to a felt-like texture ("Streuungstextur"), microfibrils are arranged in textures of higher order (orthogonal texture — "Gittertextur"; hexagonal texture — "Wabentextur").

Inhalt

A. Einleitung 226
B. Methoden 227
1. Schrägbedampfte elektronenmikroskopische Flächenpräparate 227
2. Lichtmikroskopisch-histochemische Methoden 230
3. Chitosan-Test 230
4. Chromatographische Methoden 231
C. Ergebnisse 231
1. Mikrofibrillentexturen in den peritrophischen Membranen von Crustaceen 231
2. Mikrofibrillentexturen in den cuticulären Auskleidungen der Enddärme 242
3. Elektronenmikroskopischer Feinbau der Mikrofibrillen 248
4. Chemische Zusammensetzung der peritrophischen Membranen 253
D. Diskussion 256
1. Verbreitung der Typen der Mikrofibrillentexturen innerhalb der Crustaceen 256
2. Intraspezifische Variabilität der Mikrofibrillentexturen 258
3. Feinbau der Mikrofibrillen 259
4. Chemische Zusammensetzung peritrophischer Membranen 261
5. Vergleich peritrophischer Membranen mit ähnlichen Bildungen 263
6. Funktion peritrophischer Membranen 265
Zusammenfassung 267
Summary 267
Literatur 268

* Inauguraldissertation der Math.-Nat. Fakultät der Freien Universität Berlin (Teilveröffentlichung).

** Für die Überlassung des Themas danke ich Herrn Prof. Dr. Werner Peters.

A. Einleitung

Lyonet (1762) berichtet als erster darüber, daß im Darm von „Raupen, die von Weidenholz leben" (*Cossus cossus* L. ?) eine besondere Differenzierung den direkten Kontakt zwischen Nahrung und Epithel verhindert. Ramdohr (1809/11) bezeichnet die Bildung als „innere Membran", Darwin (1851/54) schreibt von einer „epithelial membrane", Schneider (1890) bezeichnet mit dem Ausdruck „Trichter" zwei verschiedene Strukturen (Valvulatrichter *und* peritrophische Membranen) und Balbiani (1890) führt den Begriff „peritrophische Membran" ein.

Peritrophische Membranen sind Bildungen des Darmes, die die Nahrung einhüllen. Ihre Abscheidung kann ständig, ohne erkennbare Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme, oder periodisch, durch die Nahrungsaufnahme ausgelöst erfolgen. Peritrophische Membranen sind weder bleibendes zelliges Organ noch statisches Zellorganell, sondern vielmehr der Ausdruck der Sekretion des entodermalen Epithels. Es liegt also eine Abscheidung durch die Zellmembran hindurch vor.

Von peritrophischen Membranen (im Folgenden stets als p.M. abgekürzt) ist bei der Bezeichnung des gesamten Gebildes die Rede. Der Plural soll zum Ausdruck bringen, daß es sich zumindest beim „Delaminations-Typ" (Wigglesworth, 1939/65) immer um zusammengesetzte Strukturen handelt. Der Singular — peritrophische Membran — (nicht abgekürzt) findet nur dann Verwendung, wenn es sich tatsächlich um die einzelne Schicht, z.B. bei der Entstehung am Epithel handelt.

Nach der ausschließlichen Beschreibung des Vorkommens von p.M. beschäftigte man sich seit den dreißiger Jahren neben der lichtmikroskopischen Untersuchung der Bildung (z.B. von Dehn, 1933) auch mit der Frage nach der chemischen Zusammensetzung. Hierbei ging es anfangs fast ausschließlich um die Alternative, ob die p.M. aus Chitin bestehen oder nicht. Seit Darwin (1851/54) nahmen verschiedene Autoren Chitin an, jedoch kann erst seit Wigglesworth (1930) von einem gesicherten Chitin-Nachweis gesprochen werden.

Nach Einführung des Elektronenmikroskops bearbeiteten insbesondere Kümmel (1956a) und Peters (1966b, 1967a, b, c, 1968a, 1969a) die Feinstruktur von p.M. von Insekten und anderen Tiergruppen. In Forsetzung dieser Arbeiten behandelt die vorliegende Untersuchung folgende Fragestellungen:

Vorkommen von p.M. bei Vertretern verschiedener Ordnungen der Klasse Crustacea.

Nachweis von Chitin in den p.M. von Vertretern verschiedener Ordnungen der Klasse Crustacea.

Feststellung weiterer chemischer Bestandteile in den p.M. einiger Decapoden.

Abb. 1. Strukturierte Epicuticula der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Lepidurus apus* L. Fix.: 70% Äthanol; Bed.: Platin 20°; EV.: 7720; GV.: 30000

Klärung der elektronenmikroskopischen Feinstruktur der p.M. von Vertretern verschiedener Ordnungen der Klasse Crustacea.

Vergleichshalber Untersuchung der elektronenmikroskopischen Feinstruktur der cuticulären Auskleidung des Enddarmes bei einigen Vertretern der Klasse Crustacea (Von der cuticulären Auskleidung des Vorderdarmes ließen sich aus technischen Gründen keine Präparate herstellen.)

Einen Überblick über die bisherige Literatur über p.M. bei Crustaceen gibt die Tabelle 1. Über p.M. bei Insekten s. Wigglesworth (1965) und Peters (1968a, 1969a).

B. Methoden

1. Schrägbedampfte elektronenmikroskopische Flächenpräparate

Präparation der p.M. unter Stereomikroskop von Kotballen lebender Tiere und aus Mittel- und Enddärmen fixierten Materials. Teilung in einzelne Lagen; mechanische Reinigung; Waschung mit Detergentien (1%ige wäss. Na-Dodecylsulfat- bzw. Na-Desoxycholat-Lsg.), permutiertem Wasser und 70%igem Äthanol. Keine Ultraschall-Behandlung wegen Gefahr von Artefakten! (s. S. 237). Entfernung von mikrofibrillenmaskierender Grundsubstanz: 40% KOH (mehrere h; 60°C), spülen mit 1% H_2SO_4 und permutiertem Wasser.

Bei cuticulären Auskleidungen der Enddärme Entfernung einer mikrofibrillenfreien, strukturierten Epicuticula (Abb. 1) und der proteinhaltigen Grundsubstanz: 40% KOH (mehrere Tage; 60°C). Von cuticulärer Auskleidung des Vorderdarmes konnten wegen starker Sklerotisierung keine hinreichend dünnen Präparate gewonnen werden.

Gesäuberte Teilstücke von p.M. bzw. cuticulären Enddarmauskleidungen auf Platin-Iridium-Lochblenden montiert. Nach Trocknung Platin- und andere Schrägbedampfungen (20°). Bei besonders empfindlichen Präparaten Lochblenden mit Formvar befilmt.

Tabelle 1. *Historischer Überblick über die Erforschung peritrophischer Membranen von Crustaceen*

Jahr	Autor	Art oder Gruppe	Aussage
1851	Darwin	Lepadidae	Im „stomach" durchsichtige, völlig strukturlose, „epitheliale" Membran. Chitinhaltig
1854	Darwin	Balanidae	Im „stomach" befindliches, transparentes, strukturloses Rohr wird mit Kot abgegeben. Chitinhaltig.
		Balanus balanoides	Kotballen einheitlich mit Umhüllung
		Chthamalus stellatus	Kotballenhülle teilweise zerstört
1890	Schneider	*Daphnia*	Vorkommen des bei Insekten näher beschriebenen „Trichters"
1890	Claus	Myodocopida	„Cuticula" des Mitteldarmes von Matrixzellen am Ende des Ösophagus gebildet
1894	Müller	Myodocopida	Von Matrixzellen am Ende des Ösophagus wird eine bruchsackartige, caudal blind geschlossene „Cuticula" des Mitteldarmes abgegeben
1900	Orlandi	*Squilla mantis*	„Chitinintima" im Mitteldarm-Rohrabschnitt
1915	Petricevic	*Squilla mantis*	Chitinige Auskleidung des Mesodäums einschließlich Blindsack (Hinweis auf Bildungstyp I)
1920	Chatton	*Daphnia*	Vorkommen von peritrophischen Membranen
1922	Farkas	*Cyclops*	Peritrophische Membranen dienen als Kotballenhülle
1937	Reddy	*Parathelphusa* (= *Oziothelphusa*) *hydrodromus*	„Chitinintima" im rectalen Diverticulum des Mitteldarmes
1945	Batham	*Mitella* (= *Pollicipes*) *spinosus*	Vorkommen von peritrophischen Membranen

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Jahr	Autor	Art oder Gruppe	Aussage
1953	Waterhouse	*Simona*	Chitin in peritrophischen Membranen
1953	Forster	*Pandalus montagui* *Pandalina brevirostris* *Spirontocaris cranchii* *Athanas nitescens* *Processa canaliculata* *Palaemon elegans* *Crangon vulgaris* *Philocheras trispinosus*	Vorkommen von peritrophischen Membranen
		Hippolyte varians *Palaemon serratus*	Chitin in peritrophischen Membranen
1957	Gauld	Copepoden	Vorkommen von peritrophischen Membranen Als Kotballenhülle bewirken sie ein schnelleres Absinken des Kotes und verhindern so die Wiederaufnahme des Kotes mit der Nahrung
1962	De Mets	*Eriocheir sinensis*	Elektronenmikroskopische Feinstruktur: („Freie") Wabentextur von Mikrofibrillen (Streuungstextur durch Ultraschallbehandlung abgetrennt)
1967(c)	Peters	*Cambarus affinis* *(= Orconectes limosus)*	Elektronenmikroskopische Feinstruktur: Streuungstextur mit „parallel zueinander angeordneten Mikrofibrillen"
1967	Dall	*Metapenaeus bennettae*	Peritrophische Membranen im lichtmikroskopischen Schnitt beobachtet
1968(a)	Peters	*Artemia salina*	Vorkommen von peritrophischen Membranen
		Orconectes limosus	Chitin in peritrophischen Membranen. Elektronenmikroskopische Feinstruktur: Streuungstextur „mit einem Band parallel gelagerter Mikrofibrillen"
		Carcinus maenas	Chitin in peritrophischen Membranen. Elektronenmikroskopische Feinstruktur: Wabentextur

Tabelle 1 (Fortsetzung)

Jahr	Autor	Art oder Gruppe	Aussage
		Gammarus pulex	Chitin in peritrophischen Membranen. Elektronenmikroskopische Feinstruktur: Wabentextur
1969	Güldner	*Daphnia pulex*	Peritrophische Membranen im elektronenmikroskopischen Schnitt beobachtet. Daraus Annahme eines „filamentösen" Baues. Bildung durch sekretorische Vesikel

Hydrolyse der p.M. (vgl. Peters, 1968c) von *Ooconectes limosus* Rafinesque: Vorreinigung mit KOH wie oben; 17 h 2,5 n H_2SO_4 60°C. Suspension bzw. Bodensatz auf Formvar-befilmte, Kohle-verstärkte Lochblenden gebracht, getrocknet, mit permutiertem Wasser gewaschen und mit Platin schräg bedampft.

2. *Lichtmikroskopisch-histochemische Methoden*

Material: *Orconectes limosus* Rafinesque (früher als *Cambarus affinis* Say bezeichnet), *Astacus leptodactylus* Eschscholz, *Homarus gammarus* L., *Palaemonetes varians* Leach, *Crangon crangon* L., *Cancer pagurus* L., *Carcinus maenas* L. Präparation: Darmtrakt 3 h nach Beginn einer Futteraufnahme entnommen (*Orconectes* auch Hungertiere) und in Teilstücke zerlegt. Fixation: Bouin-Duboscq-Brasil (aus Adam und Czihak, 1964) 24 h bei 4°C. Entwässerung: Äthanolreihe. Intermedium: Butanol. Einbettung: Paraffin. Schnittstärke 4—8 µm. Nachweisreaktionen: Kohlenhydrate — PAS-Reaktion nach McManus (1946), Lillie (1947) und Hotchkiss (1948). Mucopolysaccharide — 7 Teile 2% iger Alcianblau-(Fa. Chroma)-Lösung in 3% iger CH_3COOH + 1 Teil 2 M NaCl-Lösung (Scott, Quintarelli und Dellovo, 1964); Bestätigung durch metachromatische Rotfärbung mit Toluidinblau (nach Gedigk und Totovic, 1964) und Eisenbindungsreaktion nach Hale in der Modifikation nach G. Müller (aus Adam und Czihak, 1964). Proteine — Bromphenolblau nach Mazia, Brewer und Alfert (1953), α-AMS — Ninhydrin- bzw. Alloxan-Schiff-Reaktion (Yasuma und Ichikawa, 1952/53). Div. Gegenfärbungen.

3. *Chitosan-Test*

Chitin-Nachweis in herauspräparierten Stücken von p.M. bzw. cuticulären Darmauskleidungen: Chitosan-Test nach van Wisselingh in Vereinfachung der Modifikation von Campbell (s. auch Peters, 1968a). Methode wegen starker alkalischer Hydrolyse für lichtmikroskopische Schnitte ungeeignet. Proben mit 40% KOH bei 60°C behandelt. Im Abstand von 1 Tag Teilproben entnommen, nach Auswaschen mit permutiertem Wasser in wäßrige Lugolsche Lösung verbracht. Nach 1 min in 1% ige H_2SO_4 übertragen. Farbumschlag in Intensität und Haltbarkeit gegenüber 10% iger H_2SO_4 beurteilt. Alle Färbungen zwischen rosaviolett und schwarzviolett als positives Testergebnis in Tabelle 2 aufgenommen. Ausschließung von Cellulose durch Schweitzers Reagenz, von Pektinen durch Schulzesches Gemisch.

4. Chromatographische Methoden

Präparationsweg A (sicherer Nachweis für das Monomere des Chitins, N-Acetylglucosamin): Kotschnüre von gefütterten Tieren, Hydrolyse der Proteine mit 2 n KOH (4 d, 100°C), Auswaschen verseifter Lipoide, der AMS und vorhandener Mono- und Oligosaccharide, Hydrolyse der Polysaccharide mit 6 n HCl (48 h, 100°C). Präparationsweg B (Prüfung auf Begleitsubstanzen des Chitins): Kotschnüre von Hungertieren, Homogenisation, Ultraschallbehandlung (trennt Membranfetzen von Sekreten), Emulgierung der Sekrete durch Detergentien, Zentrifugation im Saccharose-Gradienten (trennt Fibrillen von emulgierten Sekreten), Auswaschen der Saccharose, Stufenweise Hydrolyse 1 n H_2SO_4 (je $^1/_2$ h, 100°C, Neutralisation des Überstandes in basischem Austauscher.

Sorptionsmittel: Silicagel G nach Stahl (Fa. Merck) bzw. Cellulose MN 300 G nach Stahl (Fa. Macherey, Nagel & Co.). Schichtstärke: 250 µm. Imprägnierung: 0,1 n Borsäure (Pastuska, 1961). Sandwich-Kammer. Fließmittel: Pyridin: Äthylacetat: Eisessig: Wasser = 36:36:7:21 (Wolfrom, Patin und Lederkremer (1965). Sichtbarmachung: Konz. H_2SO_4 (auf Kieselgel) (Dutton, Gibney, Reid und Slessor, 1965). Ninhydrin (Fahmy, Niederwieser, Pataki und Brenner, 1961). Haltbarmachung als Kupferkomplex (Kawerau und Wieland, 1951). Silbernitrat-Natronlauge (Stahl, 1967), Hintergrundaufhellung mit Na-Thiosulfit. Morgan-Elson-Reaktion(aus Cramer, 1958).

C. Ergebnisse

1. Mikrofibrillentexturen in den peritrophischen Membranen von Crustaceen

In den p.M. der von mir untersuchten Crustaceen sind stets Mikrofibrillen enthalten. Diese Mikrofibrillen sind neben einer „Streuungstextur" zu anderen, für die p.M. typischen Texturen angeordnet. Häufig trifft man nicht einzelne, sondern zu Strängen vereinigte Mikrofibrillen.

Es sollte geklärt werden, ob das Vorkommen eines Texturtyps auf bestimmte systematische Untergruppierungen der Klasse Crustacea beschränkt ist. Es wurden daher möglichst viele Arten aus möglichst vielen Ordnungen untersucht (Tabelle 2).

In den p.M. von Crustaceen möchte ich folgende Typen von Mikrofibrillentexturen unterscheiden:

Streuungstextur (Abb. 3; Schema Abb. 2a)

Die reine Streuungstextur ist der weitaus häufigste Typ. Die Richtungen der sich kreuzenden Mikrofibrillen sind rein zufällig. Innerhalb des Typs treten Schwankungen hinsichtlich der Dichte der Mikrofibrillen pro Flächeneinheit auf. Auch die Geradlinigkeit der Mikrofibrillen und ihr Durchmesser sind unterschiedlich. Innerhalb einer Art treten solche Schwankungen allerdings weitaus seltener auf. Häufig ist die Streuungstextur nicht über größere Bereiche einheitlich ausgebildet. Ich habe solche Sonderformen im Folgenden als getrennte Untertypen aufgeführt, obgleich infolge der häufigen Ausbildung von Übergängen eine strenge Typenunterteilung nicht immer möglich ist.

Tabelle 2. *Verbreitung der Typen von Mikrofibrillentexturen und des Chitins in den*

Unterklasse	Ordnung	Art
Anostraca		*Chirocephalus grubei* Dybowski
Phyllopoda	Notostraca	*Triops cancriformis* Bosc. *Lepidurus apus* L.
	Cladocera	*Diaphanosoma brachyurum* Lieven *Daphnia pulex* De Geer
Ostracoda	Podocopa	*Iliocypris gibba* Ramdohr *Cypircerus affinis* Fischer
Copepoda	Calanoidea	*Cyclops albidus* Jurine
	Caligoida	*Caligus curtus* Oken
Branchiura		*Argulus foliaceus* L.
Cirripedia	Thoracica	*Mitella polymerus* Sowerby *Lepas anatifera* L. *Balanus porcatus* Da Costa *Balanus nubilus* Darwin *Chelonibia patula* Ranzani
Malacostraca	Stomatopoda	*Squilla mantis* Latreille
	Euphausiacea	*Euphausia superba* Dana
	Decapoda	*Penaeus setiferus* L. *Palaemonetes varians* Heller *Palinurus vulgaris* Latreille *Homarus gammarus* L. *Nephrops norvegicus* L. *Orconectes limosus* Rafinesque *Astacus leptodactylus* Eschscholz *Eupagurus bernhardus* L. *Coenobita jousseaumei* Bouvier *Galathea intermedia* Lilljeborg *Calappa granulata* L. *Hyas araneus* L. *Carcinus maenas* L. *Cancer pagurus* L. *Xantho hydrophilus* Herbst *Eriphia spinifrons* Herbst *Eriocheir sinensis* H. Milne-Edwards
	Mysidacea	*Praunus flexuosus* O. F. Müller
	Isopoda	*Asellus aquaticus* Racovitza *Porcellio scaber* Latreille *Mesidotea entomon* L. *Aega psora* L. *Rocinela dumerili* Lucas
	Amphipoda	*Rivulogammarus pulex* L. *Talitrus saltator* Montagu *Elasmopus rapax* Costa

S = Streuungstextur; ScS = Streuungstextur mit einzelnen Strängen; SpB = Streuungstextur mit parallel geordneten Bezirken; SVR = Streuungstextur mit Vorzugsrichtung der Mikrofibrillen; W = Wabentextur; G = Gittertextur; Z = Zopftex-

peritrophischen Membranen und den Enddarmintimae der untersuchten Crustaceenarten

Peritrophische Membranen								Enddarmintimae							
Vorkommen	Chitosan	Texturtypen						Chitosan	Texturtypen				Sonderbildungen		
		S	SeS	SpB	SVR	W	G		SVR	Z	PS	P	PK	KPF	B
+		+					+								
+		—	—	—	—	—	+	+		+	+	+			
—	./.	./.	./.	./.	./.	./.	./.	+	+	+				+	+
+		+													
+		+													
+		+		+											
+		+		+											
+															
?															
?															
+	+	+													
+	+	+													
+	+	+													
+	+	+													
+	+	+													
+		+													
?															
+	+	+				+		+				+	+		
+					+										
+	+	+				+									
+	+	+				+									
+	+	+				+									
+	+	+	+			+		+	+		+	+			+
+	+	+	+			+		+	+					+	
+	+	+				+		+			+				+
+	+	+	+	+		+									
+	+	+						+	+				+		
+	+	+						+	+						
+	+	+													
+	+	+				+									
+	+	+				+									
+	+	+				+									
+	+	+				+									
+	+	+				+		+	+	+					
+		+													
?															
?															
+	+	+						+	+	+					+
+	+	+						+	+						
+	+	+													
+		+				+									
+		+				+									
+	+		+		+			+	+			+			+

tur; PS = Parallelstrangtextur; P = Paralleltextur; PK = Porenkanal; KPF = Kleinporenfelder; B = haarähnliche Differenzierungen der Epicuticula; + = gesichertes Vorkommen; ? = Vorkommen nicht gesichert; — = gesichertes Fehlen; ./. = entfällt.

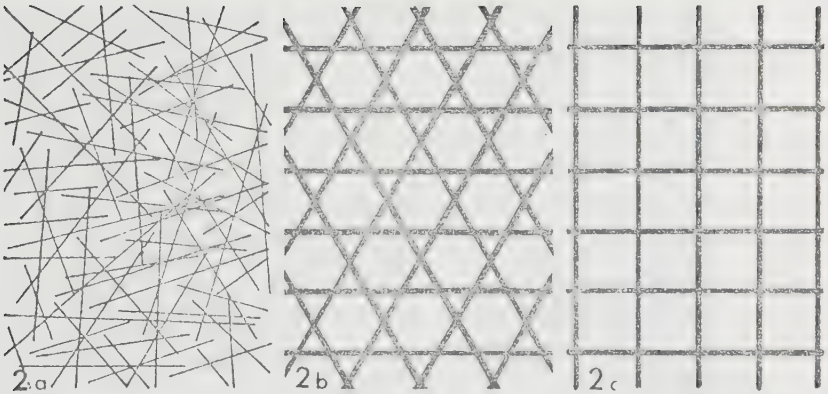


Abb. 2a - c. Schema der Richtungen von Mikrofibrillen bzw. von Mikrofibrillensträngen in den p.M. a Streuungstextur (zufällige Verteilung von Mikrofibrillen). b Wabentextur (Hexagonales System aus drei Kurvenscharen von Mikrofibrillensträngen; bei Crustaceen stets von einer Streuungstextur hinterlegt). c Gittertextur (Orthogonales System aus zwei Kurvenscharen von Mikrofibrillensträngen; bei Crustaceen mit Streuungstextur hinterlegt oder „frei")

Streuungstextur mit einzelnen Strängen (Abb. 4)

Bisweilen treten in Streuungstexturen einzelne Mikrofibrillen zu Strängen zusammen. Wenn eine größere Zahl von Mikrofibrillen in einem dickeren Strang vorhanden ist (Abb. 4b), handelt es sich eventuell um „Abdrücke" der Zellgrenzen des Bildungsepithels. Entsprechende lichtmikroskopische Beobachtungen an p.M. von Insekten machte auch schon von Dehn (1933).

Streuungstextur mit parallel geordneten Bezirken (Abb. 5)

In ähnlicher Weise wie bei der Strangbildung kommt es manchmal in abgegrenzten Bereichen zu einer parallelen Ausrichtung der Mikrofibrillen. Es könnte sich dabei unter anderem um den Effekt einer lokal

Abb. 3. Streuungstextur der Mikrofibrillen in den p.M. von *Hyas araneus*. Fix.: 70% Äthanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7480; GV.: 30000

Abb. 4. a Streuungstextur mit einzelnen Strängen der Mikrofibrillen in den p.M. von *Astacus leptodactylus*. Fix.: 70% Äthanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7800; GV.: 30000. b Streuungstextur mit einzelnen Strängen der Mikrofibrillen in den p.M. von *Coenobita jousseaunei*. Die Mikrofibrillenstränge entstehen wahrscheinlich an der Grenze der einzelnen Zellen des abscheidenden Epithels. Unfixiert; Beh.: 1% Na-Dodecylsulfat, 10 min, 20°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7720; GV.: 30000

Abb. 5. Streuungstextur mit parallel geordneten Bereichen der Mikrofibrillen in den p.M. von *Iliocypris gibba*. Die parallele Anordnung ist wahrscheinlich Ausdruck einer lokal erhöhten Konzentration der Bausteinsubstanzen der Mikrofibrille. Fix.: 70% Äthanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 8040; GV.: 30000

Abb. 3—5

Abb. 6. a Streuungstextur mit Vorzugsrichtung der Mikrofibrillen in den p.M. von *Elasmopus rapax*. Fix.: 10% Formaldehyd; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7780; GV.: 30000. b Streuungstextur mit Vorzugsrichtung der Mikrofibrillen in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Lepidurus apus*. Fix.: 70% Äthanol; Beh.: 40% KOH, 30 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7720; GV.: 30000

erhöhten Konzentration der Baustoffe der Mikrofibrillen handeln. Ähnliche Vermutungen äußerte Mühlethaler (1961) für den Unterschied der Texturen der Cellulose-Mikrofibrillen in den primären und den sekundären Pflanzenzellwänden. Diese Annahme konnte durch Modelluntersuchungen über die Polymerisation von Vanadiumpentoxid bestärkt werden (Suito und Takiyama, 1954; zit. nach Mühlethaler, 1961).

Streuungstextur mit Vorzugsrichtung der Mikrofibrillen (Abb. 6)

Häufig herrscht in einer Streuungstextur eine bestimmte Richtung der Mikrofibrillen vor, ohne daß es zur Ausbildung einer Paralleltextur

kommt. Bisweilen ist die Unterscheidung dieses Texturtyps von Zerrungsartefakten schwierig. Es wurden jedoch nur solche schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparate ausgewertet, bei denen die p.M. über den Bohrungen der Lochblenden vollständig erhalten waren. Eine echte Paralleltextur kommt anscheinend in p.M. nicht vor.

Wabentextur (Abb. 7, Schema Abb. 2b)

Bei dieser z.B. auch von den p.M. von Insekten bekannten Textur sind drei Hauptrichtungen von Mikrofibrillen vorhanden, die sich unter einem Winkel von 60° kreuzen, und zwar so, daß ein hexagonales System entsteht. Kümmel (1956) zeigte, daß nicht, wie Mercer und Day (1952) annahmen, die Mikrofibrillen nur in einer der Hauptrichtungen verlaufen können, sondern daß die Mikrofibrillen sehr wohl aus der einen in die andere Hauptrichtung umbiegen können. Die Wabentextur tritt bei Crustaceen stets als rippenartige Verstärkung einer Streuungstextur auf. Sie kommt hier also offenbar nicht in der Form vor, wie sie Peters (1969a) bei Coleopterenlarven fand; den bei Coleopterenlarven vorkommenden Texturtyp möchte ich als „freie Wabentextur" bezeichnen: Es ist auch bei gut erhaltener Grundsubstanz zu erkennen, daß die „Waben" nicht von einer Streuungstextur von Mikrofibrillen überdeckt sind.

de Mets (1962) veröffentlichte ein Bild einer Wabentextur bei *Eriocheir sinensis* (Decapoda). Dabei handelt es sich scheinbar um eine „freie Wabentextur". Ich glaube, daß dabei ein Trugschluß vorliegt: de Mets behandelte die p.M. mit Ultraschall und trennte damit wohl den Streuungstexturanteil von den rippenartigen, wabenförmigen Verstärkungen ab.

Bei den Rippen handelt es sich meist um Bündel aus mehreren Mikrofibrillen. Zwischen den Fibrillenhauptrichtungen entstehen hexagonale wabenartige Zwischenräume, die dem Texturtyp den Namen geben. Der „Wabendurchmesser" ist als Funktion des Abstandes der Fibrillenbündel von Art zu Art unterschiedlich, innerhalb einer Art aber relativ konstant. Somit ergeben sich auch für die „Zahl der Waben pro Flächeneinheit" artspezifische Werte. Solche Werte sind für einige Arten in Tabelle 3 angegeben. Bezüglich des Zusammenhanges zwischen „Wabendurchmesser" und der Entstehung der Mikrofibrillen s. Georgi (1969).

Die Wabentextur weist häufig Störungen auf, läuft in eine reine Streuungstextur aus oder zeigt Nahtbildungen, die offenbar den Zellgrenzen des abscheidenden Epithels entsprechen (Peters, 1969a) Eine typische Störung: Die drei Hauptrichtungen der Mikrofibrillen kreuzen sich so, daß ein trigonales System entsteht (s. Georgi, 1969; Abb. 18a).

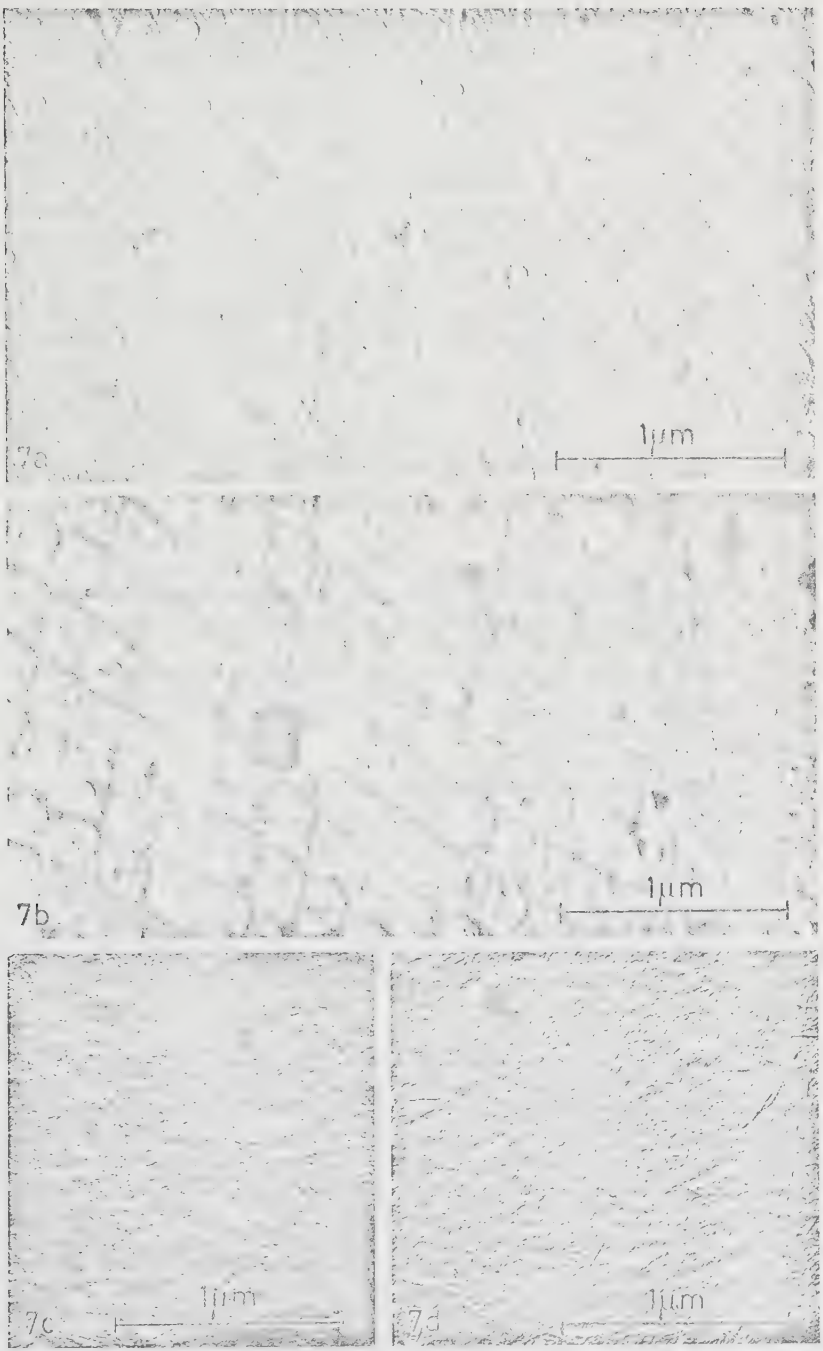


Abb. 7a—d

Tabelle 3. *Größe der „Waben" in den Wabentexturen von chitinhaltigen Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen von Malacostracen*

	$W \cdot \mu m^{-2}$	d [μm]
Ordnung Stomatopoda		
Squilla mantis Latreille	55	0,13
Ordnung Decapoda		
Penaeus setiferus L.	45—60	0,13
Homarus gammarus L.	48 ± 4 [a]	$0{,}14 \pm 0{,}01$ [a]
Nephrops norvegicus L.	52	0,14
Orconectes limosus Rafinesque	35 [b]	0,16 [b]
Eupagurus bernhardus L.	25	0,20
Coenobita jousseaumei Bouvier	28	0,20
Carcinus maenas L.	15 ± 2 [a]	$0{,}26 \pm 0{,}03$ [a]
Cancer pagurus L.	18	0,25
Eriocheir sinensis H. Milne-Edwards	30	0,20
	52 [c]	0,15 [c]
Ordnung Amphipoda		
Talitrus saltator Montagu	70	0,12

Alle Werte als Mittelwerte aus mehreren Präparaten. W = „Waben", d = Durchmesser der „Waben" (Abstand der in den Hauptrichtungen verlaufenden Stränge von Mikrofibrillen).

[a] Mittelwert aus mehr als 10 verschiedenen Präparaten (s. auch Georgi, 1969).

[b] Wabentextur nur in einem Präparat gefunden.

[c] Ermittelt in der Abbildung bei De Mets (1962).

Daß die wabenartige Verstärkung nur einseitig auf der Streuungstextur liegt, konnte ich folgendermaßen zeigen: Aus den p.M. eines Tieres wurden benachbarte Stücke herausgeschnitten. Das eine wurde mit der „Epithelseite", das andere mit der „Lumenseite" nach oben auf je eine Lochblende montiert. Bei der Auswertung zeigte stets nur das Präparat eine Wabentextur, bei dem die Epithelseite der peritrophischen Membran der Bedampfung zugänglich gewesen war

Abb. 7. a Wabentextur der Mikrofibrillen in den p.M. *Cancer pagurus*. Die wabenbildenden Stränge von Mikrofibrillen liegen stets als rippenartige Verstärkungen auf einer Streuungstextur; sie sind im vorliegenden Fall relativ schwach ausgeprägt. Fix.: 10% Formaldehyd; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7800; GV.: 30000. b *Homarus gammarus*. Die wabenbildenden Stränge von Mikrofibrillen sind im vorliegenden Fall relativ stark ausgeprägt. Zwischen a und b kommen alle Zwischenstufen vor. Unfixiert; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7560; GV.: 30000. c und d Beweis für die Annahme, daß die Wabentextur nur als *einseitige* Verstärkung einer Streuungstextur auftritt. Es wurden benachbarte Stücke der peritrophischen Membran präpariert, jedoch das eine mit der „Epithelseite" und das andere mit der „Lumenseite" der Bedampfung zugekehrt. Peritrophische Membran von *Squilla mantis*. Fix.: Isopropanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7720; GV.: 30000. c „Epithelseite". d „Lumenseite"

(Abb. 7c, d). Es folgt, daß es sich bei der Wabentextur um eine epithelseitige Verstärkung der Streuungstextur handelt.

Angaben über die Bildung der Wabentextur werden getrennt veröffentlicht (Georgi, 1969).

Gittertextur (Abb. 8; Schema Abb. 2c)

Während alle bisher beschriebenen Texturtypen m.E. eine Komplizierung der Streuungstextur darstellen, ist die Gittertextur wohl ein Reduktionstyp: Reduktion in bezug auf die Zahl der Mikrofibrillen pro Flächeneinheit und auf die Zahl der Richtungen der Mikrofibrillen. Es gibt nur zwei annähernd senkrecht aufeinanderstehende Richtungen.

Die Gittertextur ist verschieden streng durchgeführt: Bisweilen liegt ein echtes orthogonales System zweier Kurvenscharen vor, manchmal kommen einzelne „Ausnahmepunkte" vor und bisweilen sind die zwei Kurvenscharen kaum noch zu identifizieren. Rosin (1946) hat die Störungen in zwei sich orthogonal kreuzenden Kurvenscharen mathematisch untersucht.

Bei *Chirocephalus grubei* titt die Gittertextur entsprechend der von mir bei Crustaceen beobachteten Wabentextur als rippenartige Verstärkung einer Streuungstextur auf (Abb. 8a).

Bei *Triops cancriformis* war die Gittertextur (Abb. 8b, c) stets frei von einer darunterliegenden Streuungstextur. Zwischen den in den beiden Hauptrichtungen liegenden Mikrofibrillenbündeln ist ein Film aus Grundsubstanz ausgespannt. Dieser ist von Präparat zu Präparat unterschiedlich gut erhalten. Die beste Erhaltung konnte ich beobachten, wenn die p.M. des Mitteldarminhaltes auf Lochblenden aufgebracht wurden, die mit einem Formvar-Film überspannt waren. Bei den vom Enddarminhalt abpräparierten p.M. war auch bei schonendster Behandlung die Grundsubstanz oft nicht nachweisbar. Eine mechanische Zerstörung durch die Nahrung ist nach Peters (1969a) wahrscheinlicher als ein enzymatischer Abbau.

Abb. 8. a Gittertextur der Mikrofibrillen in den p.M. *Chirocephalus grubei*. Die gitterbildenden Stränge von Mikrofibrillen sind im vorliegenden Fall als rippenartige Verstärkung einer Streuungstextur ausgebildet. Das orthogonale System ist streng eingehalten. Fix.: 70% Äthanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7560; GV.: 30000. b *Triops cancriformis*. Die gitterbildenden Stränge von Mikrofibrillen sind im vorliegenden Fall streng orthogonal angeordnet und mit einem starken Grundsubstanzfilm überzogen, in dem keine Mikrofibrillen erkennbar sind. Fix.: 70% Äthanol; Beh.: auf Formvar-Film präpariert; Bed.: Platin 20°; EV.: 7640; GV.: 30000. c *Triops cancriformis*. Die gitterbildenden Stränge von Mikrofibrillen sind im vorliegenden Fall kaum noch orthogonal geordnet. Der Grundsubstanzfilm war so hinfällig, daß er bei der Präparation riß und sich um die Stränge von Mikrofibrillen legte. Fix.: 70% Äthanol; Beh.: auf Formvar-Film präpariert; Bed.: Platin 20°; EV.: 7480; GV.: 30000

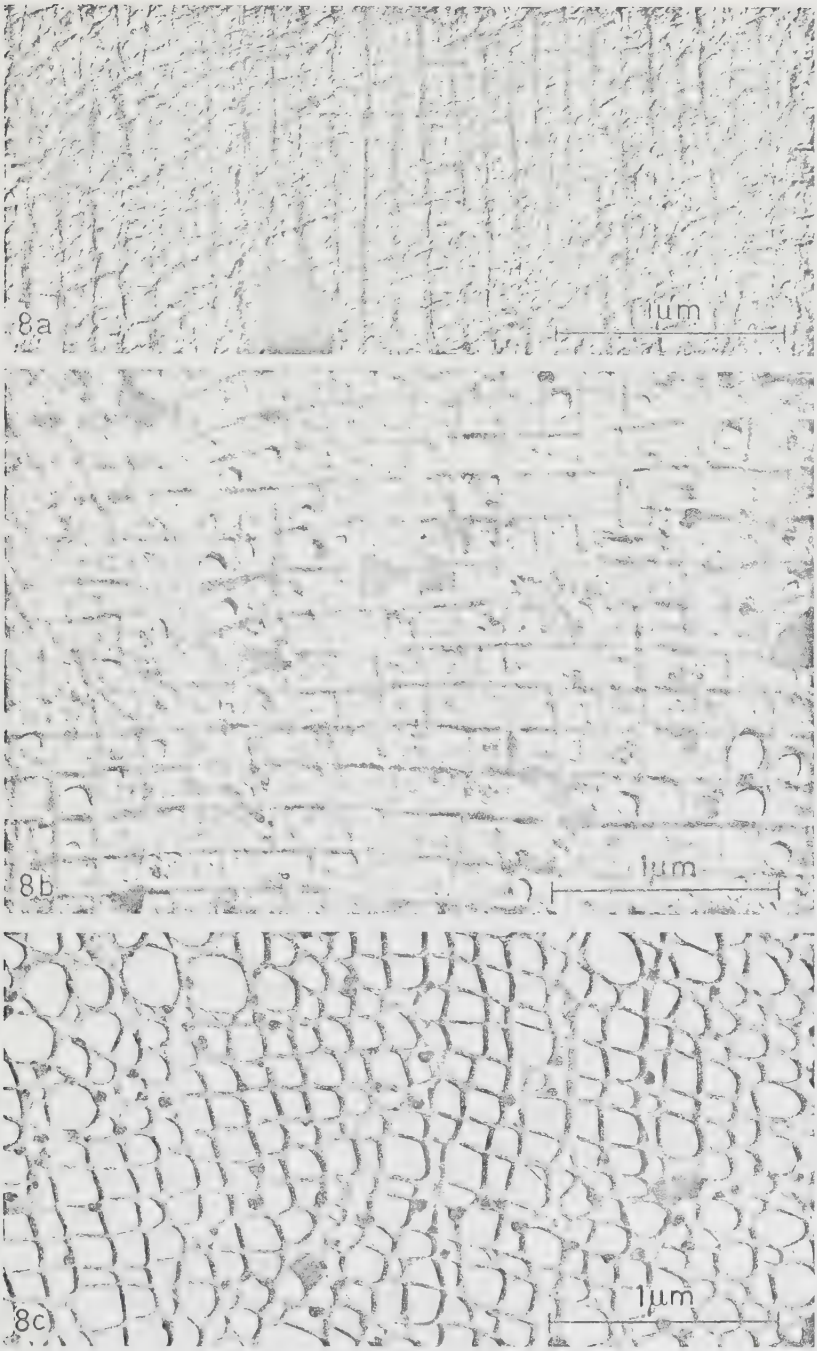


Abb. 8a—c

Fehlen von peritrophischen Membranen

Bei der Nachbargattung der gittertexturbildenden Gattung *Triops* stand mir Material von *Lepidurus apus* aus der Sammlung des Instituts, von Turtox Inc. und der Carolina Corp. zur Verfügung. Bei den vielen präparierten Tieren war stets Darminhalt vorhanden; nie aber war etwas zu finden, was auch nur im entferntesten an p.M. erinnerte. Der herauspräparierte Darminhalt lief dispers in das Wasser aus. Leider stand aus der Verwandtschaftsgruppe Anostraca und Notostraca kein lebendes Material zur Verfügung.

Bei einem von der verwandtschaftlichen Stellung her interessanten Objekt — *Artemia salina* — fand Peters (1968a) bereits p.M. Er fertigte jedoch keine elektronenmikroskopischen Flächenpräparate an, so daß noch unklar ist, ob — und wenn ja, mit welchem Texturtyp — bei diesem Objekt Mikrofibrillen vorkommen.

Systematische Verteilung der Texturtypen

Die Verteilung der beschriebenen Typen von Mikrofibrillentexturen auf die systematischen Untereinheiten der Klasse Crustacea geht aus der Tabelle 2 hervor. Nach den vorliegenden Ergebnissen ist das Vorkommen der Gittertextur von Mikrofibrillen in den p.M. von Crustaceen anscheinend auf Anostracen und Notostracen beschränkt, während Wabentextur bisher nur bei Malacostracen gefunden wurde. Bei einer Art können mehrere Typen auftreten. Bei *Lepidurus apus* liegt innerhalb der von mir untersuchten Crustaceen der einzige Fall vor, bei dem man mit einiger Sicherheit vom Nichtvorhandensein von p.M. sprechen kann. In allen anderen Fällen — auch bei dem blutsaugenden Isopoden *Aega psora* — handelt es sich bisher nur um ein Nichtfinden.

2. Mikrofibrillentexturen in den cuticulären Auskleidungen der Enddärme

Um allgemeinere Angaben über den Bau der Mikrofibrillen zu erhalten, wurden auch von den cuticulären Auskleidungen der Enddärme einiger Crustaceen-Arten schrägbedampfte elektronenmikroskopische Flächenpräparate hergestellt. Zur Sichtbarmachung der Mikrofibrillen mußte hier eine mikrofibrillenfreie, strukturierte Epicuticula entfernt werden. Durch die entsprechende Behandlung wurde gleichzeitig die gegenüber den Präparaten von p.M. sehr viel reichlicher vorhandene Grundsubstanz beseitigt. Folgende Unterschiede zu den Präparaten von p.M. wurden beobachtet:

Die Präparate sind dicker.

Häufig ist eine Zwei- bzw. Mehrschichtigkeit zu erkennen.

Der Durchmesser der Mikrofibrillen ist größer (150—300 gegenüber 40—150 Å).

Die Mikrofibrillen sind insbesondere bei Streuungstextur in der dritten Dimension stark vernetzt.

Bei Streuungstextur mit Vorzugsrichtung tritt die Vorzugsrichtung sehr viel klarer hervor.

Gitter- und Wabentextur treten niemals auf.

Einige von den p.M. her nicht bekannte Texturtypen konnten beobachtet werden:

Parallelstrangtextur (Abb. 9)

Der andere häufige Typ zeichnet sich dadurch aus, daß die Mikrofibrillen zu parallelen Strängen (= Fibrillen) zusammentreten. Diese

Abb. 9. Zopftextur der Mikrofibrillen in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Mesidotea entomon*. Fix.: 10% Formaldehyd; Beh: 40% KOH, 12 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7960; GV.: 30000

Fibrillen sind zwar durch einzelne Mikrofibrillen miteinander verbunden, liegen aber in einem gewissen Abstand (0,2—0,4 μm). Meist erkennt man darunter eine kreuzende Lage von Mikrofibrillen mit Vorzugsrichtung oder in Paralleltextur.

Zopftextur (Abb. 10)

Häufig kann man eine zopfartige Verflechtung der Mikrofibrillen und Ringbildungen von Mikrofibrillen erkennen. Dabei treten die Mikrofibrillen meist zu faserartigen Einheiten zusammen. Diese Bildungen könnten eventuell blind endenden Porenkanälen entsprechen.

Paralleltextur (Abb. 11)

Die ausgeprägteste Form einer Paralleltextur von Mikrofibrillen fand ich bei dem Amphipoden *Elasmopus rapax*.

Folgende Sonderbildungen treten auf:

Abb. 10. Parallelstrangtextur der Mikrofibrillen in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Triops cancriformis*. Deutlich erkennbar der räumliche, mehrschichtige Bau der Cuticula, insbesondere die zuerst unterliegende, kreuzende Lage von Mikrofibrillen, in der keine Strangbildung auftritt. Fix.: 70% Äthanol; Beh.: 40% KOH, 20 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 8120; GV.: 30000

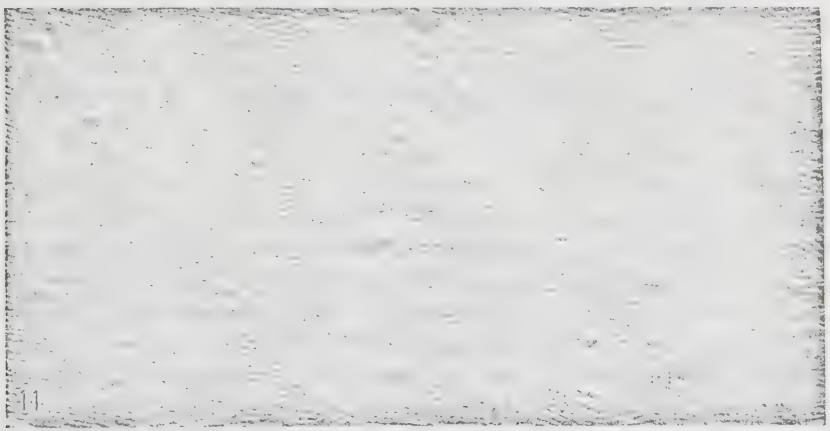


Abb. 11. Paralleltextur der Mikrofibrillen in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Elasmopus rapax*. Fix.: 10% Formaldehyd; Beh.: 40% KOH, 20 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7640; GV.: 30000

Porenkanäle (Abb. 12)

Porenkanäle traten in meinen Präparaten in gleichmäßiger, jedoch nicht allzu dichter Verteilung auf. Überschlägige Berechnungen ergeben einen Wert von $0{,}5 \times 10^6$ Porenkanälen pro mm². Enigk und Pfaff (1954) geben für verschiedene Cuticulae Werte zwischen $0{,}1 \times 10^6$ und 1×10^6 an. Dies ist eine Übereinstimmung wenigstens der Größenordnung nach. Der Durchmesser der von mir gefundenen Porenkanäle schwankt je nach der Tierart zwischen 0,5 und 2 µm. Entsprechend dimensionierte

Abb. 12. Porenkanal in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes von *Galathea intermedia*. Die Durchmesser der Porenkanäle liegen zwischen 0,5 und 2,5 µm. Fix.: 10% Formaldehyd; Beh.: 40% KOH, 20 h, 60° C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7880; GV.: 30000

Porenkanäle beschrieb Kümmel (1956b) im Rectum von Coccinelliden. Die von Peters (1969b) in der Cuticula von Arthropoden-Atemorganen als Porenkanäle beschriebenen Bildungen haben einen um eine Zehnerpotenz kleineren Durchmesser. Ihnen kommt wohl schon aus diesem Grunde eine besondere Funktion zu. Die aus Schnittpräparaten bei Insekten hinreichend bekannten Porenkanäle stehen im Zusammenhang mit der Häutung bzw. der Neubildung der Cuticula. Während in der Umgebung des Porenkanals Streuungstextur angetroffen wird, sind die Mikrofibrillen am Rand des Porenkanals parallel ringförmig angeordnet.

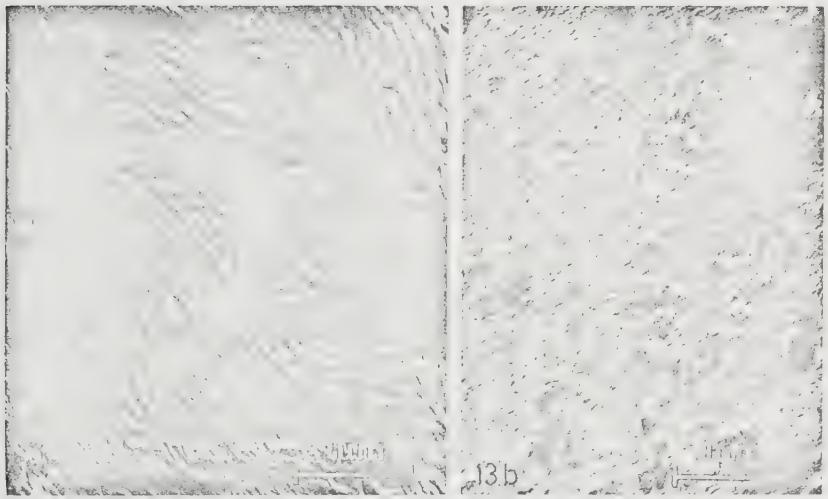


Abb. 13a u. b. Kleinporenfelder in der cuticulären Auskleidung des Enddarmes *Astacus leptodactylus*. a Porendurchmesser 0,1 µm. Die Poren stehen in Gruppen zu 20—50 beisammen; die einzelnen Gruppen sind relativ weit voneinander entfernt. Die Zahl der Gruppen ist nur in Präparaten aus dem Anfang des Enddarmes höher. Es könnte sich also trotz des geringen Durchmessers um Ausführöffnungen der „Intestinaldrüsen" handeln. Fix.: 70% Äthanol; Beh.: 40% KOH, 48 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7480; GV.: 15000. b *Lepidurus apus*. Um zu zeigen, daß es sich bei den Gruppen von in diesem Fall 0,07 µm großen Poren nicht um Artefakte handelt, wurde die Epicuticula an diesem Präparat nicht entfernt. Man erkennt die Öffnung der Pore und den schräg durch Exo- und Endocuticula laufenden Kanal. Fix.: 70% Äthanol; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7560; GV.: 15000

Kleinporenfelder (Abb. 13)

Kleinere Poren mit einem Maximaldurchmesser von 0,15 µm treten gruppenweise zu 20—50 in einer Fläche von 10—50 µm² auf. Sie ziehen auch durch die Epicuticula hindurch (Abb. 13b). Der Abstand von Porenfeld zu Porenfeld liegt meist über 20 µm, so daß man je ein Feld einzelnen Epithelzellen zuordnen kann. Die Kleinporenfelder treten nicht in dem ganzen Bereich der Enddarmcuticula in gleicher Verteilungsdichte auf. Zwei Funktionen kommen in Betracht:

Ermöglichung einer erhöhten Wasserrückresorption im Enddarmbereich.

Ermöglichung des Austritts von Drüsensekreten in das Enddarmlumen.

Es könnte sich beim Flußkrebs z.B. um Ausführgänge der sog. Intestinaldrüsen (Janisch, 1924) des Enddarmes handeln. Dies konnte aber noch nicht eindeutig bewiesen werden.

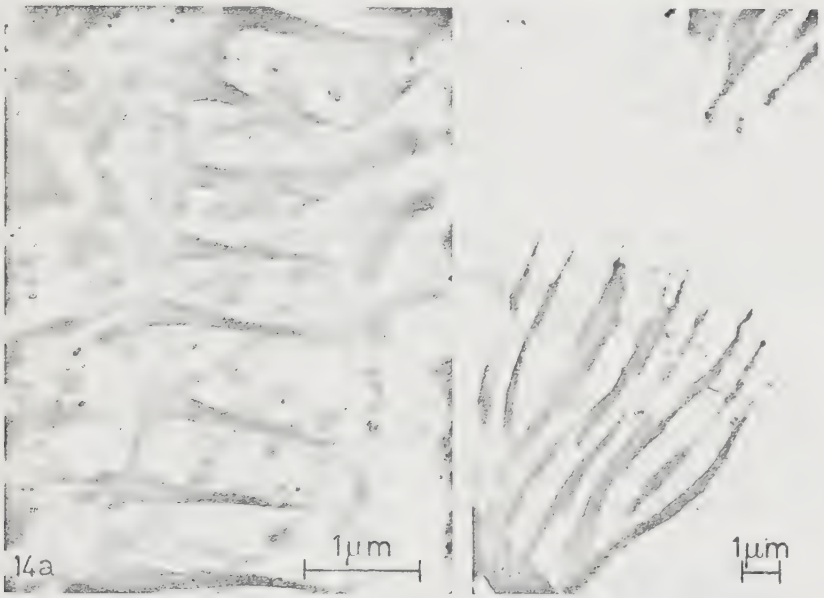


Abb. 14a u. b. Haarähnliche Differenzierungen auf der cuticulären Auskleidung des Enddarmes *Orconectes limosus*. a Kammartig angeordnete Gruppen von 4 bis 10 Borsten von 2 µm Länge stehen über jeder Enddarmepithelzelle. Durch passives Aufrichten verhindern sie einen Rückstrom der Nahrung. Unfixiert; Beh.: 65% HNO_3, 3 min, 20°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 7720; GV.: 15000. b *Eupagurus bernhardus*. Büschelartig angeordnete Gruppen von 10—15 Borsten von 10 µm Länge. Fix.: 10% Formaldehyd; unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 1470; GV.: 5000

Haarähnliche Differenzierungen der Epicuticula (Abb. 14)

Diese sind stets an solchen Präparaten beobachtbar, an denen die Epicuticula nicht entfernt wurde. Sie stehen kamm- oder büschelartig über fast jeder Enddarmepithelzelle. Ob es sich um rein epicuticuläre Bildungen (dafür spricht ihr Fehlen auf KOH-behandelten Präparaten) handelt oder ob auch einzelne Mikrofibrillen der Exocuticula — entsprechend den von KÜMMEL (1956a) bei Insekten beschriebenen Verhältnissen — in die „Borsten" eintreten, konnte noch nicht geklärt werden. Die Funktion ist eventuell eine Verhinderung des Rückstromes der Nahrung. Die „Borsten" stehen caudad an die Epicuticula geklappt. Sollte ein Rückstrom der Nahrung einsetzen, so könnten sie sich aufrichten und so einen wesentlich erhöhten Strömungswiderstand bieten.

Die geschilderten Ergebnisse zeigen, daß zwischen den p.M. und den cuticulären Enddarmauskleidungen bei Crustaceen hinsichtlich der Strukturelemente nur graduelle Unterschiede bestehen. Beide bestehen

aus einem Netzwerk von Mikrofibrillen. Unterschiede bestehen jedoch im Texturtyp, in der Schichtdicke und in der räumlichen Vernetzung. Während die Delamination von p.M. gleichförmige Schichten liefert, liegen die Verhältnisse bei der Bildung der Cuticula sehr viel komplizierter: Epi-, Exo- und Endocuticula sind sowohl chemisch als auch strukturell ungleiche Schichten. Man könnte also die p.M. aufgrund ihrer elektronenmikroskopischen Feinstruktur als Ersatzbildungen des Entoderms an Stelle der Cuticula des Ektoderms bezeichnen. Sicherlich kommen aber den p.M. noch ganz andere Funktionen zu als der Cuticula. So scheint die peritrophische Membran enger als die Cuticula mit dem ständigen Stoffwechsel der Zelle verknüpft.

3. Elektronenmikroskopischer Feinbau der Mikrofibrillen

Der Bau von Mikrofibrillen aus Cellulose und anderen pflanzlichen Polysacchariden ist sehr viel eingehender untersucht worden als der von Mikrofibrillen aus Chitin (z. B. Preston, 1962 und 1964; Frey-Wyssling und Mühlethaler, 1965).

Die Ausmessung des Durchmessers der Mikrofibrillen in schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten ist problematisch. Von der bedampften Mikrofibrille sieht man nur den kontrastreichen Teil (q in Abb. 15) des scheinbaren Durchmesser (d_s in Abb. 15). Das Maß von q ist abhängig von der Gesamtmasse des verdampften Metalls (M), von der Entfernung (l' in Abb. 15a) der bedampften Fibrille von der Bedampfungsquelle (B in Abb. 15a), vom Bedampfungswinkel (β in Abb. 15a) und von dem Winkel (α in Abb. 15) zwischen der Bedampfungsrichtung und der Längsachse der bedampften Fibrille ($q = o \cdot \sin \alpha$). In einem bestimmten Präparat sind M, β und l' praktisch konstant. Nach $q = o \cdot \sin\alpha$ und für $\alpha = 90°$ hängt $q = o$ auf einfache Weise von der Stärke der aufgedampften Metallschicht ab. Für $\alpha = 0°$ wird der wahre Durchmesser der Fibrille (d_w in Abb. 15a) gleich d_s, jedoch ist die Fibrille dann gegen den Untergrund nicht mehr sichtbar, da ja quer zur Fibrille kein Bedampfungsschatten geworfen wird. Für die einseitig bedampfte Fibrille ist $d_w = d_s - m'$, mit $m' = m \cdot \cos \beta \cdot \sin \alpha$. m, die Stärke der Metallschicht in Richtung auf die Bedampfungsquelle, ist aber im Präparat nicht meßbar.

Ohad, Dannon und Hestrin (1963) haben ein exaktes Meßverfahren für den Durchmesser der Mikrofibrille entwickelt. Das Präparat wird zweimal bedampft, wobei die Richtung der Bedampfung um 180° geändert wird. d_w ist dann $d_s - 2m'$. d_s kann im Präparat für verschiedene α gemessen werden, und man erhält durch Extrapolation auf $\alpha = 0°$ d_w. Dieses Verfahren wurde — soweit ersichtlich — von den Autoren, die Angaben über den Durchmesser von Mikrofibrillen geben, nicht angewandt. Auch ich konnte mich seiner bei meinen Präparaten nicht

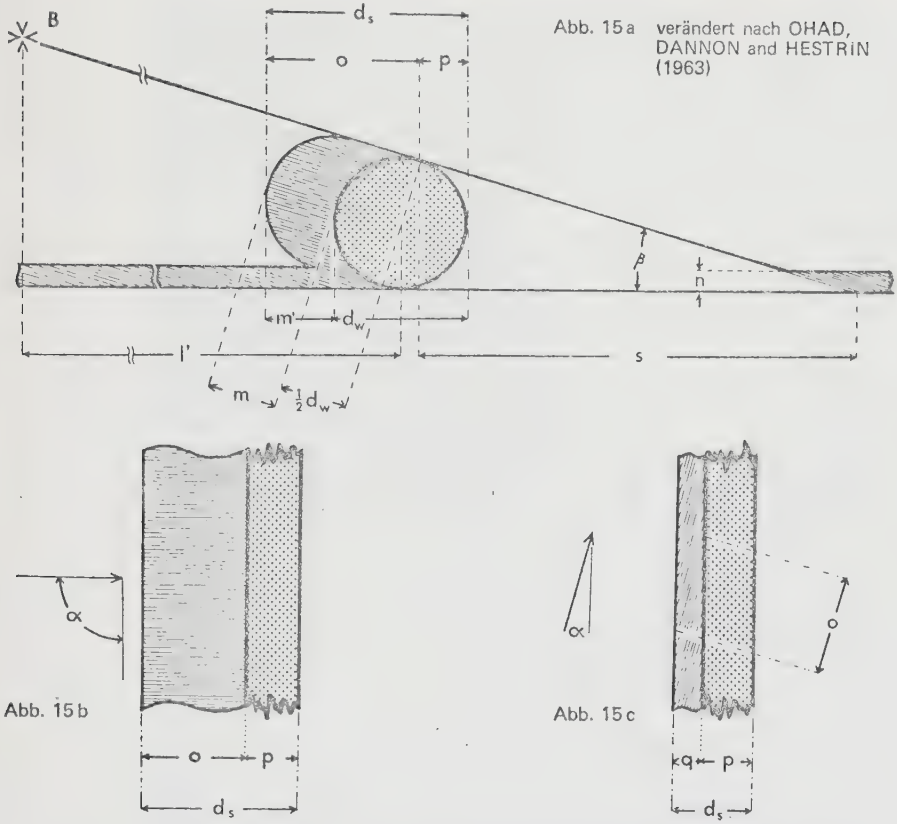


Abb. 15b

Abb. 15c

Abb. 15. Zur Problematik der Durchmesserbestimmung an schrägbedampften elektronenmikroskopischen Präparaten. Erläuterungen s. S. 248. *B* Bedampfungsquelle; d_w scheinbarer Durchmesser des Partikels; d_s wahrer Durchmesser des Partikels; n Stärke der Metallschicht, die den Film bedeckt, gemessen in der Vertikalen; m Stärke der Metallschicht, gemessen in Richtung auf die Bedampfungsquelle $m = \frac{m'}{\cos\beta}$; m' Stärke der Metallschicht als Projektion von m in die Horizontale $m' = m \cdot \cos\beta$; o kontrastreicher Anteil von d_s $o = m' + \frac{d_w}{2}$; p kontrastarmer Anteil von d_s; $q = o \cdot \sin\alpha$; l' Abstand der Projektion der Bedampfungsquelle zum Partikel; s Länge des Bedampfungsschattens; β Bedampfungswinkel $\sin\beta = \frac{n}{m}$, $\cos\beta = \frac{m'}{m}$, $\tan\beta = \frac{n}{m'}$; α Winkel zwischen Längsachse des Bedampfungsschattens und der Fibrillenlängsachse. — Mikrofibrille im Querschnitt bzw. in Aufsicht

bedienen. Alle Angaben über den Durchmesser der Mikrofibrillen in meinen Präparaten sind also als Näherungswerte aufzufassen.

Die Werte für den Durchmesser der Mikrofibrillen liegen bei verschiedenen Arten zwischen 40 Å (Abb. 7a) und 250 Å (Abb. 11), meist

Abb. 16. a Perlschnurartiger Aufbau der Mikrofibrille in einer Streuungstextur in den peritrophischen Membranen von *Hyas araneus* L. Die kugelförmigen Elemente haben mit 100 Å den selben Durchmesser wie die Mikrofibrille. Fix:. 70% Äthanol; Beh.: 1% Na-Dodecylsulfat, 10 min, 20°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 29400; GV.: 100000. b Verändertes Bild bei stärkerer elektronenmikroskopischer Vergrößerung: Die 100 Å starken Mikrofibrillen sind übersät mit kugelförmigen Elementen von 40 Å Durchmesser. Einkerbungen an der Mikrofibrille sind nicht zu erkennen. Verdacht der Artefaktbildung bei der Platin-Bedampfung. Streuungstextur aus den peritrophischen Membranen von *Homarus gammarus*. Unfixiert; Beh.: 1% Na-Desoxycholat, 10 min, 20°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 75000; GV.: 200000. c Veränderte Bedampfung: Platin-Iridium. Peritrophische Membran von *Homarus gammarus*. Platin-Tröpfchen 20 Å Durchmesser. Unfixiert; unbehandelt; Bed.: Platin-Iridium 20°; EV.: 80000; GV.: 200000. d Veränderte Bedampfung: Platin-

jedoch zwischen 100 und 150 Å. Innerhalb einer Art sind die Werte annähernd konstant.

Angaben über die Länge von Mikrofibrillen kann man kaum erhalten, da sich die einzelne Mikrofibrille innerhalb einer Textur nur über kurze Bereiche verfolgen läßt. Peters (1968c) konnte eine Mikrofibrille über einen Bereich von 3,6 µm verfolgen, jedoch war diese Fibrille wahrscheinlich noch länger.

Peters (1968c, 1969b) beschreibt einen perlenschnurartigen Aufbau der Mikrofibrille aus kugeligen Elementen von 70—150 Å Durchmesser. Durch Behandlung mit Schwefelsäure erhielt er Präparate, die seiner Ansicht nach die durch Zerlegung der Mikrofibrillen entstandenen kugeligen Elemente zeigen. Solche kugeligen Elemente fand er auch einzeln oder in größeren Ansammlungen als Ausgangsmaterial oder als Restbestände innerhalb von nativen Texturen.

In meinen Präparaten fand ich bisweilen (Endvergrößerung bis zu 100000fach) einen entsprechenden perlschnurartigen Aufbau der Mikrofibrillen (Abb. 16a). Stärkere, bis 250000fache Endvergrößerungen zeigten ein etwas verändertes Bild: Auf relativ glatten Mikrofibrillen sitzen kugelige Elemente, deren Durchmesser jedoch etwas kleiner als der der Mikrofibrille ist (Abb. 16b). Durch diesen Befund entstand der Verdacht, daß es sich bei den kugeligen Elementen um Artefakte der Platinbedampfung handeln könnte. Zur Kontrolle wurde ein leerer Formvarfilm derselben Bedampfung unterzogen. Die in Abb. 17 dargestellten Platin-Tröpfchen haben einen Durchmesser von etwa 30 Å, die kugeligen Elemente in Abb. 16b einen von etwa 50 Å. Somit müssen Zweifel am nativen Charakter der kugeligen Elemente angemeldet werden.

Ein Hauptnachteil der reinen Platinbedampfung liegt darin, daß sich das Platin bevorzugt an Stellen ablagert, an denen sich die ersten Platinatome niedergeschlagen haben. Die Elektronenmikroskope, die Peters (1966a und 1967a—c, 1968a—d, 1969a und b) und anfangs auch mir zur Verfügung standen, besaßen keine Objektraumkühlung; dadurch kommt es unter der thermischen Belastung durch den Elektronenstrahl zu einer weiteren Verschmelzung des Platinniederschlages. In letzter Zeit hatte ich Gelegenheit, an Siemens Elmiskopen Ia und 101 mit Objektkühlung und veränderten Bedampfungsmethoden zu arbeiten:

Bei Platin-Iridium-Bedampfung (Abb. 16c) erkennt man bei 80000facher elektronenmikroskopischer Vergrößerung unter Verwendung von Objektraumkühlung Metalltröpfchen von etwa 20 Å Durchmesser.

Kohle simultan. Peritrophische Membran von *Homarus gammarus*. Platin-Tröpfchen 10 Å Durchmesser. Kohle-Tröpfchen haben kleineren Durchmesser als Mikroskop-Auflösung. Unbehandelt; unfixiert; Bed.: Platin-Kohle simultan 20°; EV.: 80000; GV.: 200000

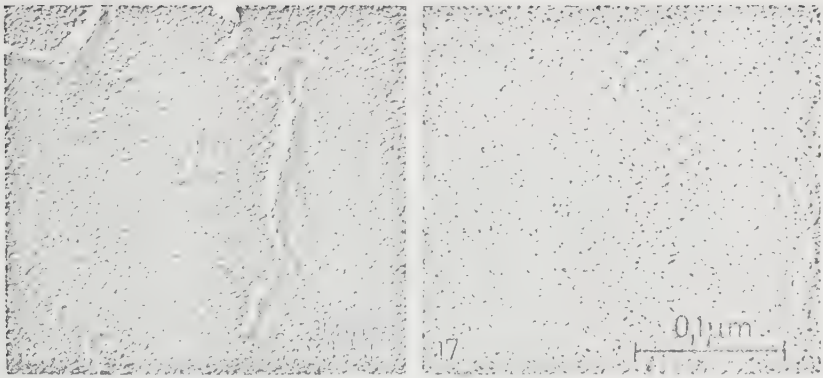


Abb. 17. Tröpfchenbildung bei Platinbedampfung. Kontrolle zu Abb. 16b. Es wurde ein sauberer Formvarfilm bedampft. Der Durchmesser der Platintröpfchen beträgt 25—35 Å, liegt also in der Größenordnung der in Abb. 16b dargestellten kugelförmigen Elemente. Bed.: Platin 20°; EV.: 75000; GV.: 200000

Abb. 18. Saure Hydrolyse der Mikrofibrillen aus den peritrophischen Membranen von *Orconectes limosus*. Stark gequollene Bruchstücke von Mikrofibrillen-Strängen. Daneben kugelförmige Elemente von 80—250 Å Durchmesser. Es ist jedoch nicht gesichert, daß diese den in Abb. 16a dargestellten kugelförmigen Elementen entsprechen. Unfixiert; Beh.: 2,5 n H_2SO_4, 17 h, 60°C; Bed.: Platin 20°; EV.: 16180; GV.: 50000

Verwendet man Platin-Kohle-Simultan-Bedampfung (Abb. 16d), so liegt der Tröpfchendurchmesser noch niedriger, nämlich bei 10 Å. Bei dieser Bedampfung wird anfangs annähernd eine atomar-disperse Verteilung des Platins erreicht. Zu diesem Zeitpunkt ist jedoch noch kein ausreichender Kontrastgewinn gegenüber dem unbedampften Präparat vorhanden.

Grundsätzlich müssen die Bedampfungen für sehr hohe elektronenmikroskopische Vergrößerungen sehr schwach gehalten werden, um eine Durchstrahlung des Präparates und damit eine gewisse Bildhelligkeit zu erreichen. Dadurch sinkt natürlich andererseits der Kontrast so weit ab, daß die Focussierung der Linsensysteme des Elektronenmikroskops stark erschwert wird.

Peters (1968c) konnte die kugeligen Elemente auch als Hydrolyseprodukte der p.M. darstellen. Bei Schwefelsäure-Behandlung meiner Objekte erhielt ich ähnliche Bilder (Abb. 18). Neben stark gequollenen Reststücken von Mikrofibrillen erkennt man kugelige Elemente mit sehr uneinheitlichem Durchmesser (40—200 Å). Aufgrund der unterschiedlichen Größe der dargestellten Elemente halte ich es für sehr unsicher, ob es sich tatsächlich um kugelige Abbauprodukte der perlschnurartigen Mikrofibrillen handelt; der Durchmesser der Mikrofibrillen innerhalb

eines Präparates ist ja relativ konstant (s. S. 259 f.). Wahrscheinlicher ist wohl ein Zusammentreffen von „molekularem Schmutz" und Bedampfungsartefakten.

4. Chemische Zusammensetzung der peritrophischen Membranen

p.M. bestehen aus Mikrofibrillennetzwerk und Grundsubstanz. Hinweise auf die chemische Zusammensetzung des Gesamtkomplexes liefern die färberischen Eigenschaften der p.M. in lichtmikroskopischen Präparaten. p.M. von *Orconectes limosus, Astacus leptodactylus Homarus gammarus, Palaemonetes varians, Crangon crangon, Cancer pagurus* und *Carcinus maenas* zeigen folgende Anfärbungen:

PAS-Reaktion: rot bis rotviolett.
Alcianblau: intensiv blau.
Toluidinblau: peritrophische Membranen blau; abscheidender Mikrovillisaum metachromatisch rot. Der Grund für das Fehlen der Metachromasie in der peritrophischen Membran ist eventuell in einer zu späten Auswertung der Präparate zu suchen: Beobachtung und Mikrophotos erfolgten erst nach weitgehender Trocknung des Caedax.
Eisenbindung nach Hale: blau.
Bromphenolblau: intensiv blau.
Ninhydrin-Schiff: schwach rotviolett.
Alloxan-Schiff: sehr schwach blauviolett.

Den Ausdruck „Mucopolysaccharide" gebrauche ich im folgenden in Übereinstimmung mit der Definition bei Karlson (1967), nach der eine Uronsäure an die 3-Stellung eines acetylierten Aminozuckers glykosidisch gebunden ist. Diese Disaccharideinheiten sind in 1→4-Stellung zu einem linearen Makromolekül verknüpft. Außerdem kann z.B. noch Schwefelsäure esterartig gebunden sein. Mucopolysaccharide sind also stets sauer. Die in vielen histologischen Färbeanleitungen (z.B. Adam und Czihak, 1964; Pallaske und Schmiedel, 1959; Fasske, 1964) erwähnten „neutralen" Mucopolysaccharide kann es nach obiger Definition nicht geben. In Übereinstimmung mit dieser Definition darf Chitin nicht als Mucopolysaccharid bezeichnet werden; es handelt sich vielmehr um ein Homoglycan.

Die PAS-Reaktion bedient sich des Prinzips, daß durch Perjodsäure 1,2-Glykole aufgespalten und zu Aldehyden oxydiert werden. Diese Aldehyde werden mit dem Schiffschen Reagenz nachgewiesen. Die Anfärbung mit der PAS-Reaktion ist also eine recht unspezifische Aussage. Im histologischen Schnitt sind der PAS-Reaktion folgende Substanzgruppen zugänglich:

1. Homoglykane (z.B. Amylose, Amylopektin, Cellulose, Glykogen, Chitin, Galaktogen, Xylan, Mannan).
2. Von den Mucopolysacchariden wird nach Angaben von Gedigk und Totovic (1964) nur das Heparinmonosulfat angefärbt.
3. Polyuronsäuren.
4. Mucoide, Glykoproteine.
5. Glykolipide.
6. Ungesättigte Fettsäuren in Neutralfetten und Phospholipiden.

Von diesen Substanzen sind im vorliegenden Fall die Homoglykane am wahrscheinlichsten. Von Steedman (1950) wurde der Kupferphtalocyaninfarbstoff Alcianblau 8GS in die histologische Technik eingeführt. Nach Scott, Quintarelli und Dellovo (1964) färbt er spezifisch Mucopolysaccharide. Eine Simultanfärbung Alcianblau-PAS könnte also Mucopolysaccharide neben Homoglykanen zeigen. Dahingehende Versuche waren wohl wegen der geringen Stärke ($> 0{,}2$ µm) der peritrophischen Membran von Anfang an zum Scheitern verurteilt. Bei getrennten Färbungen sind jeweils identische Bereiche positiv.

Metachromatische Anfärbung mit Toluidinblau beweist nach Angaben von Gedigk und Totovic (1964) das Vorhandensein von Mucopolysacchariden und/oder Nucleinsäuren. Letzere sind im Bereich der peritrophischen Membran gänzlich unwahrscheinlich. Interessanterweise zeigt in meinen Präparaten die peritrophische Membran keine Metachromasie, während sie im Bereich des Mikrovillisaumes der abscheidenden Epithelzellen gut erkennbar war. Dafür sehe ich folgende Deutungen:

a) Ein Mucopolysaccharid wird bei der Bildung der peritrophischen Membran so verändert, daß es wohl noch Alcianblau-positiv ist, aber keine Metachromasie mehr liefert.

b) Es sind ein Metachromasie-lieferndes und ein anderes Mucopolysaccharid vorhanden, das keine Metachromasie zeigt. Das erste könnte dann in der abgeschiedenen peritrophischen Membran in Mengen vorhanden sein, die unter der Erfassungsgrenze liegen.

Auch die positive Eisenbindungsreaktion nach Hale zeigt das Vorhandensein von Mucopolysacchariden in der peritrophischen Membran an, während Bromphenolblau Protein-Vorkommen beweist. Ein anderes Verfahren des Protein-Nachweises war die Ninhydrin-Schiff-Reaktion und die Alloxan-Schiff-Reaktion (Yasuma und Ichikawa, 1952, 1953). Das Verfahren bedient sich der oxydativen Desaminierung: Durch Oxydationsmittel werden reaktionsfähige, eiweißgebundene α-Aminogruppen unter Bildung eines um ein C-Atom ärmeren Aldehydrestes abgespalten. Die Aldehydgruppe wird mit dem Schiffschen Reagenz nachgewiesen. Wegen des geringen Anteils der reaktionsfähigen Aminogruppen ist der gegenüber der Bromphenolblau-Färbung sehr viel schwächere Ausfall dieser Färbung durchaus erklärlich.

Chitin-Nachweise aufgrund eines positiven Chitosan-Tests an p. M. liegen bisher für folgende Crustaceen-Arten vor:

Simona sp. (Cladocera)	Waterhouse (1953)
Hippolyte varians (Decapoda)	Forster (1953)
Palaemon serratus (Decapoda)	Forster (1953)
Orconectes limosus (Decapoda)	Peters (1968a)
Carcinus meanas (Decapoda)	Peters (1968a)
Gammarus pulex (Amphipoda)	Peters (1968a)

In meinen lichtmikroskopischen Schnittpräparaten von p.M. bei Decapoden könnte es sich bei dem durch die positive PAS-Reaktion dargestellten Homoglycan um Chitin handeln, da nach den Angaben von Gedigk und Totovic (1964) Homoglycane zwar eine positive Reaktion geben, Mucopolysaccharide dies aber bis auf Heparinmonosulfat nicht tun. Zum direkten Nachweis von Chitin in herauspräparierten p.M. diente auch bei meinen Untersuchungen der Chitosan-Test. Früher wurde in der Literatur gegen den Chitosan-Test häufig das Argument ins Feld geführt, bei strenger Befolgung der Vorschrift fielen Tests an Objekten mit sicherem Chitingehalt negativ aus. Hierzu stellte Peters (1968a) fest, daß sich eine Großzahl der negativen Tests durch Variation der Dauer der Kalilaugenbehandlung zu einem positiven Ergebnis bringen lassen. Weiterhin hat ein negatives Testergebnis nur einen geringen Aussagewert:

1. kann der Hydrolysezeitpunkt, zu dem anfärbbare Chitosane vorliegen, verpaßt worden sein;

2. kann durch Zerstörung der Proteinmatrix eine disperse Verteilung der Chitosane bewirkt worden sein, so daß die Farbe nicht mehr erkennbar ist;

3. kann Chitin unter der Nachweisgrenze vorhanden sein;

4. kann tatsächlich kein Chitin vorhanden sein.

Alle von mir durchgeführten Chitosan-Tests fielen positiv aus. Ein positiver Chitosan-Test zeigt nicht, ob neben Poly-N-Acetyl-Glucosamin Hetero-Bausteine, wie z.B. Hexuronsäuren, Muraminsäure oder einfache Zucker vorkommen. Auch ist es fraglich, ob der Test zwischen Poly-N-Acetyl-Glucosamin und Poly-N-Acetyl-Galaktosamin unterscheiden kann. Aus diesem Grund erfolgten meine dünnschichtchromatographischen Untersuchungen nach dem Präparationsweg A.

Peters (1966a und b, 1967a—c, 1968a—d, 1969a und b) wies darauf hin, daß aus der Koinzidenz des Vorkommens von elektronenmikroskopisch sichtbaren Mikrofibrillen und des positiven Ausfalls des Chitosan-Tests angenommen werden kann, daß das Chitin in den Mikrofibrillen lokalisiert ist. Nach Hackman (1964) kommt Chitin stets in enger Assoziierung an Protein vor. Eine Ausnahme scheint nur bei der Steinkoralle *Pocillopora damicornis* vorzuliegen (Wainwright, 1962, 1963), jedoch kann diese Angabe nach neueren Untersuchungen von Wilfert und Peters (1969) als überholt angesehen werden.

Aus diesen Befunden ergaben sich für mich folgende Fragestellungen:

a) Reindarstellung von Chitin bzw. dessen Monomeren N-Acetyl-Glucosamin aus hochgereinigten Mikrofibrillenpräparaten. Präparationsweg A; s. S. 231).

b) Eventuell der Nachweis weiterer Bausteinsubstanzen der Mikrofibrillen. (Präparationsweg B; s. S. 231).

Papierchromatographische Vorversuche und dünnschichtchromatographische Untersuchungen an Präparaten, die nach dem Präparationsweg A (s. o.) hergestellt waren, zeigten das sichere Vorkommen von Glucosaminhydrochlorid. N-Acetylglucosamin ist nach der intensiven Salzsäurebehandlung in Präparationsweg A nicht zu erwarten: es wird in Glucosaminhydrochlorid umgewandelt. Neben Glucosaminhydrochlorid zeigte sich in sehr viel geringerer Menge (ca. 1:100) Galaktosaminhydrochlorid. Außerdem fand sich in diesen Präparaten eine Hexuronsäure (wahrscheinlich Glucuronsäure). Die Präparate zur zweiten Fragestellung (Präparationsweg B, s. S. 231) zeigten neben den Aminozuckern einige Aminosäuren (gesichert: Prolin, Valin, Leucin); weiterhin traten im UV-Licht viele nicht näher definierbare Störflecken auf. Das Vorkommen von Hexuronsäuren steht in Übereinstimmung mit Ergebnissen von de Mets und Jeuniaux (1962) sowie Speck(1968): das der Aminosäuren läßt sich mit Befunden von Hackman und Goldberg (1960) in Einklang bringen. Meine Ergebnisse sind aber wenig gesichert, da wegen der schonenden Behandlung im Präparationsweg B nicht mit Bestimmtheit angenommen werden kann, daß die nachgewiesenen Substanzen den Mikrofibrillen entstammen: es könnte sich durchaus um Substanzen aus Nahrungsresten oder Sekreten handeln. Andererseits

werden bei der intensiven Behandlung nach Präparationsweg A alle Substanzen, bis auf die Aminozucker, ausgeschaltet. Es muß also noch ein Präparationsweg gefunden werden, der die p.M. möglichst vollständig von Fremdsubstanzen reinigt, gleichzeitig aber die Bausteinsubstanzen vollständig erhält. Diese Vorbedingungen gelten gleichermaßen für enzymatische Untersuchungen (de Mets und Jeuniaux, 1962).

D. Diskussion

1. Verbreitung der Typen der Mikrofibrillentexturen innerhalb der Crustaceen

Die Streuungstextur ist in den p.M. von Crustaceen der verbreiteste Typ der Mikrofibrillentexturen. Schwankungen kommen hinsichtlich der Dichte des Mikrofibrillennetzwerkes und des Durchmessers der Mikrofibrillen vor. Bei diesen an den schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten von p.M. erhaltenen Befunden muß man gerade hinsichtlich der Dichte des Mikrofibrillennetzwerkes die durch die vollständige Entwässerung während der Präparation hervorgerufenen Veränderungen beachten. Peters (1968a) nimmt an, daß die Mikrofibrillen durch die Entwässerung der Grundsubstanz „wesentlich dichter zusammenliegen als unter natürlichen Verhältnissen". Dies spielt hauptsächlich in der dritten Dimension (Dicke der peritrophischen Membran) eine Rolle. Wasserverlust der Mikrofibrille selbst dürfte kaum auftreten und hätte sonst einen gegenteiligen Effekt. Das mikrofibrillenbildende β-1→3-Xylan der Caulerpales (Chlorophyceae) hat gewundenen Molekülbau; es nimmt bis zu 30% H_2O in die Mikrofibrille auf (Preston, 1964). Im Gegensatz dazu bilden die β-1→ 4-verknüpften Polysaccharide (Cellulose, Chitin) gerade Fadenmoleküle und nehmen praktisch kein Wasser in die Mikrofibrille auf. Bei Wasserentzug ist also an der Chitin-Mikrofibrille keine Änderung der Abmessungen zu erwarten. In der Fläche wird also die Dichte des Mikrofibrillennetzes natürlich dargestellt: Würde sich das Volumen der Mikrofibrille durch Wasserentzug verringern, so müßte die Dichte des Mikrofibrillennetzes in der Fläche abnehmen. Aus elektronenmikroskopischen Schnittpräparaten (Georgi, 1969) geht hervor, daß die native peritrophische Membran kaum dicker als 400 Å ist. Der Durchmesser der Mikrofibrillen liegt nach den elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten bei 100 Å. Aus diesen beiden Werten läßt sich vielleicht die Größe des Effektes abschätzen, den der Entzug des Wassers aus der Grundsubstanz hat. Andererseits deuten Ergebnisse von Heyn (1966, 1969) an, daß es sich bei „Mikrofibrillen" grundsätzlich um Artefakte handelt, die beim durch Trocknung verursachten Zusammentreten mehrerer „Elementarfibrillen" entstehen. Heyn ging davon aus, daß der Durchmesser der Cellulose-Mikrofibrillen

nach elektronenmikroskopischen schrägbedampften Präparaten sehr unterschiedlich (100—300 Å) angegeben wird und eine Diskrepanz zum röntgenometrisch ermittelten Wert (35 Å) besteht. Er fand in gefriergetrockneten elektronenmikroskopischen Schnittpräparaten mit „negative staining" universell verbreitete Elementarfibrillen von 35 Å Stärke. Eventuell gilt Entsprechendes für Chitin-Mikrofibrillen.

Bestimmte Ausprägungen des Mikrofibrillendurchmessers und der Dichte des Mikrofibrillendurchmessers sind typisch für bestimmte engere Verwandtschaftsgruppen. So fand Peters (1969a) innerhalb mehrerer Arten der Gattung *Bombus* stets eine außerordentlich starke Strangbildung in der Streuungstextur. Andererseits scheint eine Zuordnung der Ausprägung eines Texturtyps oder auch des Texturtyps überhaupt zu größeren systematischen Gruppierungen nicht möglich. Auch die in meinen Präparaten auftretenden Untertypen der Streuungstextur (SeS, SpB und SVR; S. 234 ff. und Tabelle 2) sind offenbar nicht an bestimmte Gruppen innerhalb der Crustacea geknüpft. Bei diesen Untertypen könnte es sich ja einfach um den Effekt einer erhöhten Konzentration der Bausteinsubstanzen der Mikrofibrillen handeln (s. S. 259).

Die Wabentextur ist innerhalb der Crustaceen offenbar auf die Malacostracen beschränkt. Die Größe der „Waben" ist von Art zu Art verschieden (s. Tabelle 3). Bei Crustaceen kommt die Wabentextur stets in Verbindung mit einer Streuungstextur vor. Anderslautende Ergebnisse von de Mets (1962) beruhen wohl auf einer Trennung der Bestandteile, die durch Ultraschall-Behandlung hervorgerufen wurde. Die von mir als „freie Wabentexturen" bezeichneten Formen (s. S. 237) sind dagegen in der von Peters (1969a) bei einigen Coleopteren-Larven dargestellten Weise als einwandfrei native Bildungen anzusehen.

Die Gittertextur kommt bei den Crustaceen nur innerhalb der Unterklasse Anostraca und der Ordnung Notostraca (Ukl. Phyllopoda) vor. Peters (1968a) beschrieb innerhalb mehrerer Tiergruppen die Reduktion der p.M. bzw. ihres Chitinanteils. Auch die Verbreitung der Gittertextur bei den Crustaceen scheint ein Beispiel für eine solche Reduktion zu sein: Bei den Anostracen tritt die Gittertextur als Verstärkung einer Streuungstextur auf; bei *Triops* (Notostraca) ist die Gittertextur frei von einer Streuungstextur, und der zwischen den Mikrofibrillen ausgespannte Grundsubstanzfilm ist von Präparat zu Präparat unterschiedlich stark ausgeprägt; in der Gattung *Lepidurus* (Notostraca) gelang es nicht, etwas Ähnliches wie p.M. zu präparieren. Zumindest der Chitinanteil wird also völlig reduziert. Leider konnten aus diesen Gruppen wegen des bei natürlichen Nahrungsbedingungen sandgefüllten Darmes keine elektronenmikroskopischen Schnittpräparate angefertigt werden. Durch solche könnte festgestellt werden, ob auch die Produktion der Grundsubstanz erkennbar eingeschränkt wird.

Die Streuungstextur macht von den beschriebenen Texturtypen hinsichtlich der räumlichen Anordnung der Mikrofibrillen den ursprünglichsten, die Gittertextur den abgeleitetsten Eindruck. Nun zeigen aber bei den von mir untersuchten Crustaceen urtümliche Gruppen Gittertextur, während die Streuungstextur auch bei höher organisierten Gruppen vorkommt. Peters (1969a) konnte schon bei Insekten zeigen, daß keineswegs die Streuungstextur auf urtümliche Gruppen, die Gittertextur aber auf abgeleitete Gruppen beschränkt ist. Eine gegenteilige Erwartung wäre meines Erachtens auch unberechtigt, da ja die Ausbildung eines Texturtyps durchaus ein symplesiomorphes Merkmal im Sinne von Hennig (1966) sein kann.

Zwischen allen Texturtypen kommen Übergangsformen vor. Auch zwischen Gitter- und Wabentextur scheinen vom Bildungsmodus (Georgi, 1969) her enge Beziehungen zu bestehen, obgleich der ausgesprochene Grenzfall zwischen beiden Typen bei Crustaceen nicht beobachtet wurde. Bei Insekten konnte Peters (1969a) solche Übergangsformen schon beobachten. Peters (1969a) nimmt an, daß für die Ausbildung eines Texturtyps funktionelle Notwendigkeiten eine Rolle spielen könnten. So können Streuungs- und Wabentextur, die ja eine erhöhte mechanische Festigkeit haben, besser als eine „freie" Gittertextur die Aufgaben des Schutzes der Darmepithelien und einer Parasitenbarriere (Stohler, 1957 und 1961) erfüllen. Andererseits sind die Zwischenräume in der Gittertextur, die nur von einem Grundsubstanzfilm überzogen sind, für Nahrungsstoffe besser passierbar als das grundsubstanzerfüllte Lückensystem der filzartigen Streuungstextur. Ob jedoch eine Kausalität zwischen Funktion und Texturtyp vorliegt, wird sich nur mit neuen Methoden klären lassen.

2. Intraspezifische Variabilität der Mikrofibrillentexturen

Auch innerhalb einer Art ist die Ausprägung der Mikrofibrillentextur gewissen Schwankungen unterworfen, obgleich häufig ein arttypisches Bild vorhanden ist.

Bei der Gittertextur beziehen sich diese Schwankungen in erster Linie auf die Regelmäßigkeit des orthogonalen Systems von Mikrofibrillensträngen. Es gibt bei *Triops cancriformis* Präparate, auf denen kaum Störstellen enthalten sind (Abb. 8b); andere Präparate lassen das orthogonale System kaum erkennen (Abb. 8c), wobei offen bleiben muß, ob es sich dabei trotz schonendster Präparation nicht eventuell um Artefakte handelt. Außerdem ist bei der Gittertextur der Grundsubstanzanteil sehr unterschiedlich ausgeprägt. Die Überlagerung der Gittertextur mit einer Streuungstextur (*Chirocephalus grubei*), bzw. das Fehlen einer solchen Überlagerung (*Triops cancriformis*) wird jedoch

innerhalb einer Art stets beibehalten. Da nur bei wenigen der untersuchten Crustaceen Gittertextur vorkommt, lassen sich diese Verhältnisse nicht verallgemeinern.

Im Gegensatz dazu stehen die Befunde an allen den Vertretern der Crustaceen, die Wabentexturen bilden: Bei diesen kamen neben Wabentexturpräparaten auch Präparate mit reiner Streuungstextur und den Untertypen (SeS, SpB und SVR; S. 234 ff. und Tabelle 2) der Streuungstextur vor. Dabei wurde soweit möglich kontrolliert, ob „Epithelseite" oder „Lumenseite" der peritrophischen Membran bedampft wurde (s. S. 239); dadurch sollte sichergestellt werden, daß nicht die Streuungstextur der „Lumenseite" der peritrophischen Membran eines Tieres, das stets Wabentextur bildet, für einen getrennten Texturtyp gehalten wurde.

Durch die *Art* der Ernährung konnte bei *Orconectes limosus* keine Veränderung des Bildes der Mikrofibrillentextur erreicht werden (Georgi, 1969). Andererseits gibt es gewisse Anzeichen dafür, daß die Ausprägung der Texturtypen von der *Menge* der aufgenommenen Nahrung abhängig ist. So konnte Wabentextur bei *Orconectes limosus* nur bei besonders stark gefütterten Exemplaren festgestellt werden. Entsprechende Versuche laufen noch für *Astacus leptodactylus*. Die Zahl der einzelnen Befunde ist aber vorläufig noch zu klein, um sichere Angaben machen zu können. Schwankungen in der Ausprägung des Grundsubstanzfilmes konnten bei Streuungs- und Wabentextur nicht exakt untersucht werden; bei stärkerer Ausprägung der Grundsubstanz waren die Mikrofibrillen soweit maskiert, daß eine Focussierung der Linsensysteme des Elektronenmikroskops nicht möglich war; selbst im Focus waren keinerlei Einzelheiten der Mikrofibrille erkennbar.

Die geschilderten Verhältnisse legen die Vermutung nahe, daß insbesondere der Übergang von der Streuungs- zur Wabentextur nur eine Frage der Menge der vorhandenen Bausteinsubstanzen der Mikrofibrillen ist. Für die Entstehung parallel geordneter Bezirke innerhalb der Streuungstextur konnte dies durch entsprechende Befunde an Cellulosemikrofibrillen und bei der Polymerisation von Vanadiumpentoxid wahrscheinlich gemacht werden (Mühlethaler, 1961; Suito und Takiyama, 1954). Inwieweit sich die Gittertextur bei Crustaceen aus solchen Konzentrationsänderungen herleiten läßt, bleibt offen.

3. Feinbau der Mikrofibrillen

Über den Feinbau der Chitin-Mikrofibrillen ist im Vergleich zu den Cellulose-Mikrofibrillen wenig bekannt. Einige der von Cellulose-Mikrofibrillen her bekannten Tatsachen seien in Stichworten erwähnt. Aus Röntgenbeugungsuntersuchungen kennt man die Größe der Micelle, d. h. des Bereiches, in dem die Fadenmoleküle ein Kristallgitter bilden

(Ranby, 1952a und b; Ranby und Ribi, 1950; Ribi, 1951). Die Depolymerisation der Cellulose führt zu 500 Å langen Fadenmolekülen, die sich über mehrere Micellen erstrecken. Manley (1964) konnte diese Untereinheiten mit „negative staining" auch an der nativen Mikrofibrille zeigen. Die Dicke der Mikrofibrille liegt elektronenmikroskopisch höher als röntgenometrisch. Daher nimmt Frey-Wyssling (1953) einen kristallinen Strangkern und eine parakristalline Strangrinde an. Im äußersten Bereich kommen amorph andere Monosaccharide, Bausteine der sog. Hemicellulosen, vor (Preston, 1964).

Die Cellulose-Mikrofibrillen aus der Zellwand von *Chaetomorpha melagonium* zeigen einen perlschnurartigen Aufbau aus kugelförmigen Elementen (s. Abb. 3 bei Preston, 1964). Daneben kommen aber auch elektronenmikroskopisch glatte Cellulose-Mikrofibrillen vor, Peters (1967a, 1968a, c) konnte zeigen, daß die Chitin-Mikrofibrillen der p.M. aus kugelförmigen Elementen von 100—200 Å Durchmesser bestehen; sie liegen auch als Ansammlungen von Ausgangsmaterial oder als Restbestände innerhalb der von ihm gefundenen Texturen. Da ich diesen perlschnurartigen Aufbau bei entsprechender Vergrößerung nur selten fand, versuchte ich stärkere elektronenmikroskopische Vergrößerungen zur Anwendung zu bringen. Dabei waren dann auch auf solchen Mikrofibrillen, die bei geringeren Vergrößerungen als glatte Stränge abgebildet wurden, körnige Strukturen anzutreffen. Durch Vergleichsuntersuchungen konnte festgestellt werden, daß es sich bei diesen Körnern, deren Durchmesser unter dem der Mikrofibrille liegt, eventuell um Bedampfungsartefakte in dem Sinne handelt, daß Platindampf auf der Mikrofibrille zu Tröpfchen zusammentritt. Die Beurteilung aller Gebilde unter 100 Å Durchmesser ist daher in bedampften Präparaten mit einem großen Unsicherheitsfaktor behaftet. Dies gilt auch für die von Peters (1968a) isolierten chitinfreien p.M. einem Zwischenglied der Reduktionsreihe von p.M. zum Itoschen „surface coat". In diesen Präparaten fand er eine körnige Struktur, die im kritischen Größenordnungsbereich liegt. Außerdem muß auch angezweifelt werden, ob auf meinen Präparaten, die ich bei Hydrolyse der Mikrofibrillen erhielt (Abb. 18; vgl. Peters, 1968c, Abb. 15), tatsächlich Bausteine der Mikrofibrillen abgebildet wurden. Es könnte sich durchaus um molekularen „Schmutz" oder die erläuterten Bedampfungsartefakte handeln. Mit veränderter Bedampfungsmethode, nämlich mit Platin-Kohle-simultan-Bedampfung, konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß neben den perlschnurartigen auch glatte Mikrofibrillen vorkommen. Für diesen Unterschied sehe ich zwei Deutungen:

a) Die kugeligen Elemente sind nur amorphe, wahrscheinlich aus Protein bestehende, ringartige Verstärkungen der kristallinen Mikrofibrille; sie dürften dann auf Kalilauge-behandelten Präparaten nicht

mehr zu finden sein. Bei den Mikrofibrillen, die auf unbehandelten Präparaten glatt erscheinen, wären sie nicht ausgebildet.

b) Die kugelförmigen Elemente sind insgesamt kristallin; sie wären echte Bausteine der Mikrofibrille. Die Einkerbungen zwischen den kugelförmigen Elementen wären dann „Sollbruchstellen". Bei den glatten Mikrofibrillen wären die Sollbruchstellen durch Grundsubstanz maskiert. Dagegen spricht m.E. das Vorkommen glatter Mikrofibrillen sowohl in unbehandelten als auch in Kalilauge-behandelten Präparaten. Außerdem wäre im Vergleich mit der Cellulose zu erwarten, daß die kristallinen Untereinheiten der Mikrofibrille länger als breit wären. Auch sei in diesem Zusammenhang noch einmal auf das perlschnurartige Aussehen einiger Cellulose-Mikrofibrillen (Preston, 1964) hingewiesen: Die Perlschnurelemente sind kugelig, obwohl die kristallinen Untereinheiten länglich sind.

Röntgenbeugungsuntersuchungen an Chitinmikrofibrillen liegen nur in geringer Zahl vor (z.B. Carlström, 1957 und 1962; Dweltz, 1960; Rudall, 1963). Die Ergebnisse hinsichtlich der Größe der Einheitszelle und der Zahl der an ihr beteiligten Fadenmoleküle stimmen nicht völlig überein.

Nach Rudall (1963) lassen sich röntgenometrisch α-, β- und γ-Chitin unterscheiden. Die Anordnung der Fadenmoleküle ist bei α-Chitin parallel, bei β-Chitin antiparallel, während die Fadenmoleküle bei γ-Chitin gefaltet sind. Während man α-Chitin bei der Rekristallisation aus Lösungen findet, ist β-Chitin z.B. im Schalenrudiment von *Loligo* (Cephalopoda) vorhanden. Entsprechende Untersuchungen für die Chitinmikrofibrillen aus peritrophischen Membranen liegen noch nicht vor, da man hier bei weitem nicht genügend Substanz gewinnen kann. Es wurde angedeutet (S. 256), daß die Mikrofibrille eventuell ein Trocknungsartefakt ist. In diese Richtung deuten auch die stark schwankenden Durchmesser in meinen Präparaten: In Abb. 6a liegt der Durchmesser mit 40 Å im Bereich der „Elementarfibrille", in Abb. 11 beträgt er dagegen 300 Å.

4. Chemische Zusammensetzung peritrophischer Membranen

Die Untersuchungen zur chemischen Zusammensetzung der p.M. waren früher nicht getrennt in die Frage nach der Zusammensetzung des „Struktur-Teils" (Mikrofibrillen) einerseits und der „Grundsubstanz" andererseits. Gerade diese Trennung macht die Fragestellung aber erst einer Untersuchung zugänglich.

Das Vorkommen von Chitin wurde von mehreren Untersuchern bestätigt (s. S. 254). Daß Chitin stets in Form eines Chitin-Protein-Komplexes vorliegt, ließen die Ergebnisse verschiedener Untersuchungsmethoden vermuten: Röntgenbeugung (Fränkel und Rudall, 1947;

Rudall, 1963); elektronenmikroskopische Struktur nach verschiedenen Behandlungen (Richards und Korda, 1948); Verhalten gegenüber Enzymen (Jeuniaux, 1959); Änderung der histochemischen Eigenschaften während der Entwicklung (Runham, 1960). Definitiv zeigten Foster und Hackman (1957) und Hackman (1960) das Vorkommen eines Chitin-Protein-Komplexes, ohne jedoch die Natur der Verbindung klären zu können.

Durch Chromatographie von Hydrolysaten gereinigter Mikrofibrillentexturen aus p.M. konnte ich wahrscheinlich machen, daß in den Mikrofibrillen neben N-Acetylglucosamin in sehr viel geringerer Menge auch Galaktosamin vorkommt. Ich fand auch Prolin, Valin und Leucin; aufgrund der schonenden Behandlung der Präparate ist es jedoch nicht gesichert, ob diese drei Aminosäuren aus den Mikrofibrillen stammen. Gewisse Übereinstimmung zeigen diese Ergebnisse mit den Befunden von Hackman und Goldberg (1960), die nach Hydrolyse eines sehr widerstandsfähigen Proteins aus der Ootheca von Orthopteren Leucin, Phenylalanin, Valin, Tyrosin und Prolin fanden; sie konnten dort jedoch kein Chitin beobachten. Falls die von mir beobachteten Aminosäuren tatsächlich aus den Mikrofibrillen stammen sollten, bliebe es völlig offen, ob es sich um einzeln an das Chitin geknüpfte Aminosäuren oder um die Ansatzstellen längerkettiger Proteine handelt.

Neben dem Homoglycan Chitin, das sich offenbar in den Mikrofibrillen befindet, kommen in der Grundsubstanz von p.M. Mucopolysaccharid und Protein vor. Wahrscheinlich ist auch das Vorkommen von Glykopeptiden und Glykoproteinen, jedoch fehlen für sie spezifische histochemische Nachweismethoden. Das Vorkommen von Mucopolysacchariden ist nicht nur durch histochemische Nachweismethoden belegt, man kennt bereits die Struktur eines dieser Mucopolysaccharide: Nisizawa u.a. (1963) analysierten ein Mucopolysaccharid, das 15% des Trockengewichts der p.M. des Seidenspinners (*Bombyx mori*, Lepidoptera) ausmacht. Es ist äquimolekular aus Glucuronsäure und Glucosamin aufgebaut. Eventuell weist die in meinen Präparaten auftretende Uronsäure in eine ähnliche Richtung. Die Grundsubstanz von p.M. entspricht also hinsichtlich der Stoffklassen, die sie aufbauen, weitgehend dem „surface coat" verschiedener Epithelzellen von Wirbeltieren (Ito, 1965) und der Intercellularsubstanz (Roka, 1968)

Mucopolysaccharidüberzüge der Zelle sind offenbar sehr weit verbreitet. Sie kommen z.B. bei *Asterias rubens* (Asteroidea) (Bargmann und Behrens, 1968), bei *Dero obtusa* (Oligochaeta) (Krall, 1968) und bei Cestoden (Read und Simmons, 1963) vor. Bei den Cestoden hat man auch Vorstellungen über ihre physiologische Funktion: Sie inaktivieren Enzyme des Wirtes, die dem Cestoden schädlich werden könnten. Bennett (1963) faßt alle extracellulären Polysaccharidabscheidungen

unter dem Begriff „Glycocalyx" zusammen und erwähnt als Beispiel Bakterien- und Pflanzenzellwand, zonula pellucida des Säugereies, gruppenspezifische Substanzen der Säuger-Erythrocyten, Basalmembranen und Schleimüberzüge von Amöben. Da PETERS (1968a) bei verschiedenen Tiergruppen, insbesondere bei Echinodermen und Vertebraten, auch chitinfreie p.M. präparieren konnte, kann man das Vorhandensein eines mikrofibrillenbildenden Homoglycans wohl nur noch bedingt zur Definition der p.M. heranziehen.

5. *Vergleich peritrophischer Membranen mit ähnlichen Bildungen*

a) „surface coat"

Der von ITO (1965) und FAWCETT (1965) beschriebene „surface coat" ist in seiner elektronenmikroskopischen Struktur ein räumliches, teilweise filamentöses Netzwerk im Bereich apikaler Zellmembraneinfaltungen. Er kommt an freien Epithelien, insbesondere am Entoderm von Wirbeltieren vor. Chemische Bestandteile des „surface coat" sind nach histochemischen Tests ITOS (1965) Mucopolysaccharide. GRONIOWSKI u. a. (1969) machten das Vorkommen von Neuraminsäure wahrscheinlich. Im chemischen Aufbau ähnelt der „surface coat" auch der Interzellularsubstanz (ROKA, 1968). Da auch Proteine nachgewiesen wurden, geht meine Deutung dahin, daß es sich um das elektronenmikroskopische Abbild von Ektenzymen handeln könnte.

Die peritrophische Membran ist im Stadium der Sekretion der Grundsubstanz von einem „surface coat" elektronenmikroskopisch nicht zu unterscheiden (GEORGI, 1969). Erst wenn es zur Bildung der Mikrofibrillen kommt, tritt ein anderes elektronenmikroskopisches Bild auf. Von der chemischen Zusammensetzung her liegt in der Mehrzahl der Fälle allerdings ein klarer Unterschied vor. Zusätzlich zu Mucopolysacchariden und Proteinen kommt das mikrofibrillenbildende Homoglycan Chitin vor. Falls allerdings im „surface coat" entsprechende Monosaccharide (N-Acetyl-Glucosamin) nachgewiesen würden, läge der Unterschied im Fehlen bzw. Vorhandensein der zugehörigen Polymerase.

PETERS (1968a) konnte bei Wirbeltieren Membranen präparieren, die einerseits eine gewisse mechanische Haltbarkeit haben (also keinen ungeformten Schleim), denen andererseits aber Chitin und somit Mikrofibrillen fehlen. Wenn man bei diesen Objekten auch von „peritrophischen Membranen" spricht, fällt in der Definition der p.M. das Merkmal des Vorkommens des (polymeren) Homoglycans fort. Eine Abgrenzung zwischen p.M. und „surface coat" ist dann aufgrund der chemischen Zusammensetzung kaum noch möglich. Zweifellos ist das Vorkommen des Mucopolysaccharids am apikalen Zellende das umfassendere Merkmal gegenüber dem Vorkommen des Homoglycans. Um aber die nicht unerhebliche Veränderung der physikalischen und physiologischen Eigen-

schaften zu berücksichtigen, sollte man m.E. unter dem Oberbegriff der „entodermalen extracellulären Mucopolysaccharid-Bildungen" peritrophische Membranen, Mucopolysaccharidmembranen, „surface coat" und ungeformten Schleim unterscheiden.

b) Cuticula, insbesondere cuticuläre Darmauskleidungen bei Crustaceen

Beim Vergleich der p.M. mit den cuticulären Darmauskleidungen bei Crustaceen treten folgende Gemeinsamkeiten hervor:

Vorhandensein von Protein.

Vorhandensein eines Homoglycans (Chitin).

Dieses Homoglycan ist in elektronenmikroskopisch dargestellten Mikrofibrillen organisiert.

Die Abmessungen der Mikrofibrillen liegen in demselben Größenordnungsbereich.

Der Feinbau der Mikrofibrille ist elektronenmikroskopisch nicht unterscheidbar.

Die einfachen Texturtypen der Mikrofibrillen (Streuungstextur, Streuungstextur mit Einzelsträngen, Streuungstextur mit parallel geordneten Bezirken, Streuungstextur mit Vorzugsrichtung) stimmen überein.

Unter Heranziehung von Befunden über die Bildung von p.M. (Georgi, 1969) grenzt jedoch die Mehrzahl der Merkmale p.M. klar gegen cuticuläre Darmauskleidungen ab:

Bildungsweise: Die p.M. werden ständig schubweise vom Epithel abgegeben. Die cuticulären Auskleidungen des Enddarmes werden nur jeweils bei der Häutung neugebildet. Interessant wäre in diesem Zusammenhang, ob Ecdyson eine Wirkung auf die Bildung der p.M. hat. Dabei müßte die Dosis so gering gewählt werden, daß noch keine Häutung ausgelöst wird.

Chemischer Bau: Mucopolysaccharide spielen in den p.M. eine sehr viel herausragendere Rolle als in der Cuticula. Andererseits fehlen exakte Angaben über Lipoide in p.M., bisher vermutete sie nur Adam (1965) bei *Myxine*.

Räumlicher Bau: Die Cuticula der Crustaceen ist in sehr viel geringerem Umfange untersucht worden als die der Insekten (s. Waterman, 1960). Außer der erhöhten Kalkinkrustierung werden jedoch keine größeren Abweichungen angenommen. Die Cuticula ist stets aus mehreren ungleichen Schichten aufgebaut. Normalerweise ist die Epicuticula bei Insekten vierschichtig (Zement-, Wachs-, Cuticulin- und innere homogene Schicht (Locke, 1964). In der Endocuticula wird die äußere Lage nach der Häutung durch einen Protein-Sterol-Komplex sklerotisiert (Bildung der Exocuticula; Malek, 1963). Die größte Übereinstimmung der Ultrastruktur zeigen p.M. mit dem postecdysialen Anteil der Endo-

cuticula. Dies gilt insbesondere für die zufällige Anordnung der chitinhaltigen Mikrofibrillen. Die p.M. sind, falls es sich um mehrschichtige Bildungen handelt, aus gleichförmigen Schichten aufgebaut. In ihnen treten Texturtypen der Mikrofibrillen („Gittertextur", „Wabentextur") auf, die in den cuticulären Auskleidungen der Enddärme nie vorkommen, obgleich die cuticulabildenden Epithelzellen auch apikale Zellmembraneinfaltungen haben können (Paulmann, 1969). Die cuticulären Auskleidungen der Enddärme sind durch andere spezifische Typen der Mikrofibrillentexturen ausgezeichnet („Zopftextur", „Parallelstrangtextur", „Paralleltextur"). Auch einige Sonderbildungen sind typisch („Porenkanäle", „Kleinporenfelder", „haarähnliche Differenzierungen der Epicuticula").

6. Funktion peritrophischer Membranen

Angaben zur Funktion von p.M. sind häufig spekulativ, was aus der experimentellen Unzugänglichkeit der Fragestellung leicht erklärlich ist. So sind z.B. Ausschaltungsexperimente an p. M. kaum durchführbar. Man sollte klar trennen zwischen der ursprünglichen Funktion im Rahmen des Stoffwechsels der Zelle und sekundär übernommenen Aufgaben. Letztere sind häufig dargestellt worden (z.B. Wigglesworth, 1965; Peters, 1968a) So werden die Epithelzellen vor mechanischer Beschädigung durch Nahrungspartikel, aber auch chemisch vor eigenen Enzymen geschützt. Neben einer Filter- und eventuell auch einer Ultrafilter-Funktion wird der Befall mit Darmparasiten eingeschränkt.

Über die „Trenngröße" des Filters erlaubt die Ultrastruktur einige Aussagen. Die lockerste Anordnung ist die Gittertextur der Mikrofibrillenstränge. Unter der Annahme, daß hier der Grundsubstanzfilm auch im nativen Zustand teilweise nicht vorhanden ist, können Partikel bis 0,1 μm ungehindert passieren. Eine Verkleinerung des Wertes tritt allerdings ein, wenn man die Mehrschichtigkeit der p.M. berücksichtigt. Ein solcher Filter kann z.B. Parasiten, die nicht aktiv beweglich sind, und Bakterien zurückhalten. Dafür sprechen auch Bilder, die ich bei unzureichend gereinigten elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten erhielt, denn diese waren häufig dicht mit Bakterien bedeckt. Wegen der Dichte dieser Ansammlungen glaube ich, daß es sich nicht um Bakterien aus dem in Polyaethylen-Flaschen aufbewahrten permutierten Wasser handeln kann.

Die sehr viel dichteren Streuungstexturen haben natürlich — selbst bei Nichtberücksichtigung des Grundsubstanzfilmes — eine um Größenordnungen niedrigere Trenngröße. Für Partikel über 0,01 μm Durchmesser sind diese p.M. zweifellos unpassierbar. Demgegenüber stellen sie selbst für große Proteinmoleküle, insbesondere Verdauungsenzyme

kein Hindernis dar (Wigglesworth, 1929, 1931; von Dehn, 1933; Schreiber, 1956).

Eine Filterfunktion im kleinmolekularen Bereich, wie sie Phillips und Dockrill (1968) in der Rectalcuticula von Insekten fanden, erscheint nicht ausgeschlossen. Falls die peritrophische Membran an der Osmoregulation oder am aktiven Transport beteiligt sein sollte, könnte sich dies zweifach auswirken:

Beim Delaminationstyp (Wigglesworth, 1939/65) würde die Wirkung während der Bildung direkt an der Bildungszelle von Bedeutung sein. Da es bei der Bildung selten zu einer Synchronisation größerer Epithelbereiche kommt, kann die Wirkung auf das Gesamtmitteldarmepithel nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Bei der Bildung p.M. von einem Matrixzellring aus (Wigglesworth 1939/65) entstehen häufig vollständige Rohre oder Säcke: Hier könnte es also zu einer osmotischen Kompartimentierung des Darmlumens kommen.

Peters (1967a) fand bei *Liobunum rotundum* (Opiliones) einen regelmäßigen Wechsel zwischen Sekret- und Membranschüben. Entsprechendes konnte ich bei den von mir (Georgi, 1969) untersuchten Mitteldarm-Abschnitten verschiedener Decapoden nicht finden. Ich halte es daher für möglich, daß hier die peritrophische Membran selbst einen „Enzymträger" darstellt. Ektenzyme könnten, auf diesem Wege „lokalisiert", an die vorzuverdauende Nahrung herangebracht werden. Daß insbesondere Proteasen in der Grundsubstanz vorhanden sind, ist bekannt. Zum Beispiel fand Adam (1965) in der peritrophischen Membran von *Myxine glutinosa* (Cyclostomata) eine Anreicherung der Leucinaminopeptidase.

Da Adam (1965) im peritrophischen Sack von *Myxine* (Cyclostomata) auch Lipoidanteile annahm, bleibt zu untersuchen, ob die peritrophische Membran eventuell ähnliche Eigenschaften wie die „unit-membrane" haben könnte. In diese Richtung deutet der Aufbau der p. M. von *Calliphora* (Ptm_2 auf Tafel 85 bei Smith, 1968). Ließe es sich bestätigen, daß an p.M. Ionenpotentiale auftreten, so nähmen diese im Stoffwechsel der Zelle eine weitaus bedeutendere Rolle ein, als bisher angenommen wurde. Sie könnten z.B. beim aktiven Transport und der Osmoregulation eine Rolle spielen. Jedoch sind diese Funktionen bisher rein spekulativ.

Aufgrund von Feinstruktur, chemischer Zusammensetzung und Bildungsweise nehme ich an, daß es sich bei p.M. um einen Restausdruck der Omnipotenz der Zelle handelt, also eine Ersatzbildung des Entoderms für die Cuticula des Ektoderms, die als extracelluläre Abscheidung auch der Zellwand der pflanzlichen Zelle vergleichbar ist.

Zusammenfassung

1. Gereinigte, schrägbedampfte Flächenpräparate dienten zur Untersuchung der elektronenmikroskopischen Feinstruktur der peritrophischen Membranen von Crustaceen. Es treten Mikrofibrillen auf, die zu bestimmten Texturen angeordnet sind. Das Vorkommen dieser Texturtypen in den verschiedenen systematischen Gruppierungen der Klasse Crustacea wurde an 43 Vertretern aus 14 Ordnungen untersucht. Gittertextur tritt nur bei der Unterklasse Anostraca und bei der Ordnung Notostraca (Unterklasse Phyllopoda) auf, Wabentextur nur bei der Unterklasse Malacostraca.

2. Dem Vergleich mit den Texturtypen der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen dienten entsprechende Untersuchungen an den cuticulären Auskleidungen der Enddärme von zwölf Crustaceenarten aus verschiedenen systematischen Gruppen.

3. Histochemische und chromatographische Untersuchungen lieferten Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung peritrophischer Membranen bei Crustaceen. Das hochpolymere Homoglycan Chitin ist in den Mikrofibrillen lokalisiert. Weiterhin sind Mucopolysaccharid und Protein vorhanden.

4. Wahrscheinlich sind peritrophische Membranen ein Restausdruck der Omnipotenz der Zelle, also Ersatzbildungen des Entoderms für die Cuticula des Ektoderms. Welche Rolle sie im Stoffwechsel der Zelle spielen, ist bis heute ungeklärt.

Summary

1. Purified, platinum shadowed surface preparations have been used for the investigation of the fine structure of peritrophic membranes in Crustacea. Here microfibrils exist which are arranged in special textures. The occurrence of these types of textures within the different systematic groups of the class Crustacea has been examined in 43 species of 14 orders. An orthogonal texture ("Gittertextur") has been found only within the subclass Anostraca and within the order Notostraca (subclass Phyllopoda), a hexagonal texture ("Wabentextur") is present only within the subclass Malacostraca.

2. Investigations on the cuticle of the hindgut of 12 species of Crustacea from various systematic groups have been compared with those types of textures of microfibrils in the peritrophic membranes.

3. Histochemical and chromatographical investigations added to the knowledge of the chemical composition of peritrophic membranes in Crustacea. The high polymer homoglycan chitin is localised in the microfilbrils. Proteins and mucopolysaccharides are also localized in the ground substance of the peritrophic membranes.

4. Peritrophic membranes are a probably remainder of the omnipotency of the cell, i.e. anequivalent formation by the entoderm as the cuticle is formed by the ectoderm. No clarifications upon their role in the metabolism of the cell could be made.

Literatur

Adam, H.: Einige Beiträge zur Kenntnis des Darmes von *Myxine glutinosa* L. (Cyclostomata). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Kiel 1964. Zool. Anz., Suppl. 28, 311—319 (1965).

—, u. G. Czihak: Großes zoologisches Praktikum Teil I: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Ein Laboratoriumshandbuch für Biologen, Mediziner und technische Hilfskräfte. Stuttgart: Gustav Fischer 1964.

Balbiani, E. G.: Études anatomiques et histologiques sur le tube digestiv des *Cryptops*. Archs. Zool. exp. gén. 8, 1—82 (1890).

Bargmann, W., u. B. Behrens: Über die Pylorusanhänge des Seesterns (*Asterias rubens* L.), inbesondere ihre Innervation. Z. Zellforsch. 84, 563—584 (1968).

Batham, E. J.: *Pollicipes spinosus* Quoy and Gaimard, I.: Notes on biology and anatomy of adult Barnacle Trans. roy. Soc. N. Z. **74**, 359—374 (1945).

Bennett, H. S.: Morphological aspects of extracellular polysaccharides. J. Histochem. Cytochem. **11**, 14—23 (1963).

Campbell, F. L.: The detection and astimation of insect chitin; and the irrelation of chitinisation to hardness and pigmentation of the cuticula of the american cockroach, *Periplaneta americana* L. Ann. ent. Soc. Amer. **22**, 401—426 (1929).

Carlström, D.: The crystal structure of α-Chitin (Poly-N-Acetyl-D-Glucosamine). J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 669—685 (1957).

— The polysaccharide chain of chitin. Biochim. biophys. Acta (Amst.) **59**, 361—364 (1962).

Chatton, E.: Les membranes péritrophiques des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères); leur genèse et leur rôle l'égard des parasites intestinaux. Bull. Soc. zool. Fr. **45**, 265—280 (1920).

Claus, C.: Über die Organisation der Cypriden. Anz. Akad. Wien 8, 55—60 (1890).

Cramer, F.: Papierchromatographie, 4. Aufl., Monographien zu „Angewandte Chemie" und „Ingenieur-Technik", Nr. 64. Weinheim/Bergstr.: Verlag Chemie 1958.

Dall, W.: The functional anatomy of the digestive tract of a shrimp *Metapenaeus bennettae* Racek u. Dall (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). Aust. J. Zool. **15**, 699—714 (1967).

Darwin, C.: A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Lepadidae; or, pedunculated Cirripedes. London: The Ray Society 1851.

— A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae (or sessile Cirripedes); the Verrucidae, etc., etc., etc. London: The Ray Society 1854.

Dehn, M. v.: Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z. Zellforsch. **19**, 79—105 (1933).

— Zur Frage der Natur der peritrophischen Membranen bei den Insekten. Z. Zellforsch. **25**, 787—791 (1937).

De Mets, R.: Submicroscopic structure of the peritrophic membrane in Arthropods. Nature (Lond.) **196**, 77, 78 (1962).

—, et C. Jeuniaux: Sur les substances organiques constituant la membrane péritrophique des Insectes. Archs. int. Physiol. Biochim. **70**, 93—96 (1962).

De Mets, R., N. A. Nayak, and C. Gregoire: On submicroscopic structure of the peritrophic membrane and of some excreta of *Peripatus trinidadensis* (Onychophora). Proc. nat. Inst. Sci. India B **30**, 131—135 (1964).

Dutton, G. G. S., K. B. Gibney, P. E. Reid, and K. N. Slessor: Monitoring of carbohydrate reactions by thin layer chromatography. J. Chromat. **20**, 163—165 (1965).

Dweltz, N. E.: The structure of chitin. Biochim. biophys. Acta (Amst.) **44**, 416—435 (1960).

Enigk, K., u. W. Pfaff: Bau und Zusammensetzung der Larvencuticula von *Hypoderma bovis* (Oestridae) Z. Morph. Ökol. Tiere **43**, 124—153 (1954).

Fahmy, A. R., A. Niederwieser, G. Pataki u. M. Brenner: Dünnschicht-Chromatographie von Aminosäuren auf Kieselgel G. 2. Mitteilung. Eine Schnellmethode zur Trennung und zum qualitativen Nachweis von 22 Aminosäuren. Helv. chim. Acta **44**, 2022—2026 (1961).

Farkas, B.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Histologie des Darmkanals der Copepoden. Acta Litt. Sient. R. Univ. hung. Francisco-Josephina (Sci. Nat.) **1**, 47—76 (1922).

Fasske, E.: Lehrbuch der histologischen Technik. München u. Berlin: Urban & Schwarzenberg 1964.

Fawcett, D. W.: Surface spezialisations of absorbing cells. Histochem. Soc. symp. on structure and function of cell surfaces, Chicago, Ill. 1964. J. Histochem. Cytochem. **13**, 75—91 (1965).

Forster, G. R.: Peritrophic membrane in Caridea (Crustacea Decapoda). J. mar. Biol. Ass. U.K. **33**, 315—318 (1953).

Foster, A. B., and R. H. Hackman: Application of ethylenediaminetetra acetic acid in the isolation of Crustacean chitin. Nature (Lond.) **180**, 40, 41 (1957).

Fränkel, G., and K. M. Rudall: The structure of the Insect cuticle. Proc. roy. Soc. B **134**, 111—134 (1947).

Frey-Wyssling, A.: Über die submikroskopische Struktur der zellulosischen Elementarfibrillen. Experientia (Basel) **9**, 181 (1953).

— Interpretation of the ultrastrucutre in growing plant cell walls. In: R. J. C. Harris, The interpretation of ultrastructure. Symp. intern. Soc. cell biol. **1**, 307—323. New York and London: Academic Press 1962.

—, and K. Mühlethaler: Ultrastructural plant cytology with an introduction to molecular biology. Amsterdam-London-New York: Elsevier 1965.

Gauld, D. T.: A peritrophic membrane in calanoid Copepods. Nature (Lond.) **179**, 325, 326 (1957).

Gedigk, P., u. V. Totović: Biologische Strukturen. I. Histochemische Methoden. In: H. M. Rauen, Biochemisches Taschenbuch, 2. Aufl., Teil 2, Kap. 9, S. 437—494. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1964.

Georgi, R.: Bildung peritrophischer Membranen von Decapoden. Z. Zellforsch. (im Druck).

Groniowski, J., W. Biczyskowa, and M. Walski: Electron microscope studies on the surface coat of the nephron. J. Cell Biol. **40**, 585—601 (1969).

Güldner, F.-H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Intestinaltrakt von *Daphnia pulex*. Diss. der Med. Fak. der F.U. Berlin 1969.

Hackman, R. H.: Studies on Chitin. IV. The occurrence of complexes in which chitin and protein are covalently linked. Aust. J. biol. Sci. **13**, 568—577 (1960).

— Chemistry of the insect cuticle. In: M. Rockstein, The physiology of insects, vol. III, part C: The insect and environment-homeostasis II, chap. 8, p. 471—506. New York and London: Academic Press 1964.

—, and M. Goldberg: Composition of the Oothecae of three Orthoptera. J. Insect Physiol. **5**, 73—78 (1960).

Hartmann, G.: Ostracoda. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, Arthropoda, I. Abt. Crustacea, 2. Buch, IV. Teil. Leipzig: Akad. Verlagsges. Geest & Portig 1966-1967.

Hennig, W.: Phylogenetic systematics. Urbana-Chicago-London: University of Illinois Press 1966.

Heyn, A. N. J.: The microcrystalline structure of cellulose in cell walls of cotton, ramie, and jute fibres as revealed by negative staining of sections. J. Cell Biol. **29**, 181—197 (1966).

— The elementary fibril and supermolecular structure of cellulose in soft wood fiber. I. Ultrastruct. Res. **26**, 52—68 (1969).

Hotchkiss, R. D.: (Zit. n. Gedigk und Totović), Arch. Biochem. **16**, 131 (1948).

Ito, S.: The enteric surface coat on cat intestinal microvilli. J. Cell Biol. **27**, 475—491 (1965).

Jeuniaux, C.: Sur la gélification de la conche membraneuse de la carapace chez les crabes en mue. Arch. int. Physiol. Biochim. **67**, 516, 517 (1959a).

— Recherches sur les Chitinases. II. Purification de la Chitinase d'une Streptomycète, et séparation électrophorètique de principes chitinolytiques distincts. Arch. int. Physiol. Biochim. **67**, 597—617 (1959b).

— Chitine et Chitinolyse. Paris: Masson 1963.

Karlson, P.: Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler, 6. Aufl. Stuttgart: Thieme 1967.

Kawerau, E., and T. Wieland: Conservation of amino-acid chromatograms. Nature (Lond.) **168**, 77—78 (1951).

Krall, J. F.: The cuticle and epidermal cells of *Dero obtusa* (family Naidae). J. Ultrastruct. Res. **25**, 84—93 (1968).

Kümmel, G.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die chitinösen Auskleidungen der verschiedenen Abschnitte des Insektendarmes. Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 309—342 (1956a).

— Poren im Rectum der Coccinelliden. Naturwissenschaften **43**, 167 (1956b).

Lillie, R. D.: Zit. nach Gedigk und Totović, Bull. int. Ass. med. Mus. **27**, 23 (1947).

Locke, M.: The structure and formation of the integument in insects. In: M. Rockstein, The physiology of insects, vol. III, part C: The insect and the environment-homeostasis II, chap. 7, p. 380—470. New York and London: Academic Press 1964.

Lyonet, P.: Traité anatomique de la Chenille, qui ronge le bois de saule, augumenté, d'une explication abrégé des planches et d'une description de l'instrument et des outils dont l'auteur s'est servi, pour anatomisuer à la loupe et au microscope, et pour determiner la force de ses verres, suivant les regles d l'optique et mechaniquement. La Haye: Auteur, 1762.

Malek, S. R. A.: Chitin in the hyaline exocuticle of the Scorpion. Nature (Lond.) **198**, 301, 302 (1963).

Manley, R. S. J.: Fine structure of native cellulose microfibrils. Nature (Lond.) **204**, 1155—1157 (1964).

Mazia, D., P. A. Brewer, and M. Alfert: The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. Biol. Bull. mar. biol. Lab., (Woods Hole) **104**, 57—67 (1953).

McManus, J. F. A.: Histological demonstration of mucin after periodic acid. Nature (Lond.) **158**, 202 (1946).

Mercer, E. H., and M. F. Day: The fine structure of the peritrophic membranes of certain insects. Biol. Bull. mar. biol. Lab. (Woods Hole) **103**, 384—394 (1952).

Mühlethaler, K.: Plant cell walls. In: J. Brachet, and A. E. Mirsky, The cell. Biochemistry, physiology, morphology, vol. II, Cells and their components, p. 85—134. New York and London: Academic Press 1961.

Müller, G. W.: Ostracoden. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. 21. Monographie. Berlin: R. Friedländer & Sohn 1894.

Nisizawa, K., T. Yamaguchi, N. Handa, M. Maeda, and H. Yamazaki: Chemical nature of a uronic acid-containing polysaccharide in the peritrophic membrane of the silkworm. J. biochem. (Tokyo) **54**, 419—426 (1963).

Ohad, I., D. Dannon, and S. Hestrin: The use of shadow -casting technique for measurement of the width of elongated particles. J. Cell Biol. **17**, 321—326 (1963).

Orlandi, S.: Sulla struttura dell'intestino della *Squilla mantis* Rond. Atti Soc. Ligust. Sc. N. Genova **12**, 221—223 (1900); — Boll. Mus. zool. ed anat. comp. Genova **92** u. **107** (1900/01).

Pallaske, G., u. E. Schmidel: Pathologisch-histologische Technik. Grundriß der pathologisch-histologischen Technik für Studierende der Veterinärmedizin, Doktoranden, vet. med. technische Assistentinnen und vet. med. Laboratorien. Berlin u. Hamburg: Paul Parey 1959.

Paulmann, W.: Zur Feinstruktur des Rectalkomplexes von *Attagenus piceus* Ol. (Dermestidae, Coleoptera). Diss. der Math.-Nat. Fak. der F.U. Berlin 1969.

Pastuska, G.: Untersuchungen über die qualitative und quantitative Bestimmung der Zucker mit Hilfe der Kieselgelschicht-Chromatographie. II. Mitt. Z. analyt. Chem. **179**, 427—429 (1961).

Peters, W.: Chitin in Tunicata. Experientia (Basel) **22**, 820 (1966a).

— Vorkommen und Funktion peritrophischer Membranen. Vortrag vor dem Colloquium am Zool. Inst. d. Univ. Würzburg 1966b.

— Bildung und Struktur peritrophischer Membranen bei Phalangiiden (Opiliones, Chelicerata). Z. Morph. Ökol. Tiere **59**, 134—142 (1967a).

— Peritrophische Membranen im Tierreich. Umschau **1967**, 766 (1967b).

— Zur Frage des Vorkommens und der Definition peritrophischer Membranen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Göttingen 1966. Zool. Anz., Suppl. **30**, 142—152 (1967c).

— Vorkommen, Zusammensetzung und Feinstruktur peritrophischer Membranen im Tierreich. Z. Morph. Tiere **62**, 9—57 (1968a).

— Elektronenmikroskopische Untersuchungen an chitinhaltigen Materialien. Umschau **1968**, 596, 597 (1968b)

— Elektronenmikroskopische Untersuchungen an chitinhaltigen Strukturen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Heidelberg 1967. Zool. Anz., Suppl. **31**, 681—695 (1968c).

— Textur der chitinhaltigen Mikrofibrillen auf der Oberseite des Fächerlungensäckchens einer Vogelspinne. Naturw. Rdsch. (Stuttg.) **21**, I u.II (1968d).

— Vergleichende Untersuchungen über die Feinstruktur peritrophischer Membranen von Insekten. Z. Morph. Tiere **64**, 21—58 (1969a).

— Die Feinstruktur der Kutikula von Atemorganen einiger Arthropoden. Z. Zellforsch. **93**, 336—355 (1969b).

Petricevic, P.: Der Verdauungstrakt von *Squilla mantis* Rond. Zool. Anz. **46**, 186—198 (1916).

Phillips, J. E., and A. A. Dockrill: Molecular sieving of hydrophilic molecules by the rectal intima of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). J. exp. Biol. **48**, 521—532 (1968).

Preston, R. D.: The electron microscopy and electron diffraction analysis of natural cellulose. In: R. J. C. Harris, The interpretation of ultrastructure. Symp. intern. Soc. cell biol. **1**, 325—348. New York and London: Academic Press 1962.

Preston, R. D.: Die Struktur pflanzlicher Polysaccharide. Endeavour **23**, 153—159 (1964).

Quintarelli, G., J. E. Scott, and M. C. Dellovo: The chemical and histochemical properties of alcian blue II. Dye binding of tissue polyanoins. Histochemie **4**, 86—98 (1964).

Ramdohr, K. A.: Abbildungen zur Anatomie der Insecten, 1. Heft: Taf. I—VIII (1809), 2. Heft: Taf. IX—XVI (1809), 3. Heft: Taf. XVII—XXIV (1810), 4. Heft: Taf. XXV—XXX (1810). Halle: Johann Christian Hendel 1809—1810.

— Abhandlung über die Vardauungswerkzeuge der Insecten. Halle: Johann Christian Hendel 1811.

Rånby, B. G.: Physico-chemical investigations on animal cellulose (Tunicin). Ark. Kemi **4**, 241—249 (1952a).

— Physico-chemical investigations on bacterial cellulose. Ark. Kemi **4**, 249—255 (1952b).

—, and E. Ribi: Über den Feinbau der Zellulose. Experientia (Basel) **6**, 12—14 (1950).

Read, C. P., and J. E. Simmons: Biochemistry and physiology of tapeworms. Physiol. Rev. **43**, 263—305 (1963).

Reddy: The cytology of digestion and absorption in the crab *Parathelphusa (= Oziothelphusa) hydrodromus* (Herbst). Proc. Indian Acad. Sci. B **6**, 170—193 (1937).

Reimer, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden, 2. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1967.

Ribi, E.: Submicroscopic structure of fibres and their formation. Nature (Lond.) **168**, 1082, 1083 (1951).

Richards, A. G.: The integument of Arthropods. The chemical components and their properties, the anatomy and development, and the permeability. Minneapolis: University of Minnesota Press 1951.

—, and F. H. Korda: Studies on Arthropod cuticle. II. Electron microscope studies on extracted cuticles. Biol. Bull. mar. biol. Lab. (Woods Hole) **94**, 212—235 (1948).

Rockstein, M.: The physiology of Insecta, vol. I (1964), vol. II (1965), vol. III (1964). New York and London: Academic Press 1964/1965.

Roelofsen, P. A.: Cell-wall structure as related to surface growth. Some supplementary remarks on multinet growth. Acta bot. neerl. **7**, 77—89 (1958).

—, The plant cell-wall. In: K. Linsbauer (Bgrd., fortges. v. G. Tischler u. A. Pascher), Handbuch der Pflanzenanatomie, 2. Aufl., Bd. III, Teil 4, Cytologie. Berlin-Nikolassee: Borntraeger 1959.

Róka, L.: Intermediärer Stoffwechsel. In: W. Kükenthal (Bgrd.) fortges. v. T. Krumbach, Hrsgb. J.-G. Helmcke, D. Stark u. W. Wermuth, Handbuch der Zoologie, VIII, **4** (1), 1—106. Berlin: Walter de Gruyter 1968.

Rosin, S.: Über Bau und Wachstum der Grenzlamelle der Epidermis bei Amphibienlarven. Analyse einer orthogonalen Fibrillenstruktur. Rev. suisse Zool. **53**, 133—201 (1946).

Rudall, K. M.: The chitin-protein complexes of insect cuticles. Adv. Insect Physiol. **1**, 257—313 (1963).

Runham, N. W.: Investigations into the histochemistry of chitin. J. Histochem. Cytochem. **9**, 87—92 (1961).

Ruthmann, A.: Methoden der Zellforschung. Kosmos-Gesellschaft der Naturfreunde. Stuttgart: Franckh'sche Verlagshandlung 1966.

Schneider, A.: Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beitr. **2**, 82—96 (1890).

Schreiber, M.: Die Abhängigkeit der Bildung der peritrophischen Hüllen von der Art der gebotenen Nahrung. Nach Untersuchungen an den Arbeiterinnen von *Apis mellifica* L. Zool. Beitr. N.F. **2**, 1—50 (1956).

Scott, J. E., G. Quintarelli, and M. C. Dellovo: The chemical and histochemical properties of alcian blue I. The mechanism of the alcian blue staining. Histochemie **4**, 73—85 (1964).

Sitte, P.: Bau und Feinbau der Pflanzenzelle. Eine Einführung. Stuttgart: Gustav Fischer 1965.

Smith, D. S.: Insect cells. Their structure and function, chap.: Fore-gut, mid-gut, and peritrophic membrane, p. 223—261. Edinburgh: Oliver and Boyd 1968.

Stahl, E.: Dünnschicht-Chromatographie. Ein Laboratoriumshandbuch, 2. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1967.

Steedman, H. F.: Alcianblue 8 GS: a new stain for mucin. Quart. J. micr. Sci. **91**, 447—479 (1950).

Stohler, H. R.: Analyse des Infektionsverlaufes von *Plasmodium gallinaceum* im Darme von *Aedes aegypti*. Acta trop. (Basel) **14**, 302—352 (1957).

— The peritrophic membrane of blood sucking Diptera in relation to their role as vectors of blood parasites. Acta trop. (Basel) **18**, 263—266 (1961).

Suito, E., and K. Takiyama: Zit. nach Mühlethaler, Proc. Japan Acad. **30**, 752 (1954).

Wainwright, S. A.: An Anthozoan chitin. Experientia (Basel) **18**, 18, 19 (1962).

Waterhouse, D. F.: The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult Lepidoptera and Diptera. Austral. J. Zool. **1**, 299—318 (1953)a.

— Occurrence and endodermal origin of the peritrophic membrane in some insects. Nature (Lond.) **172**, 676, 677 (1953b).

Waterman, T. H.: The physiology of Crustacea, vol. I, Metabolism and growth (1960), vol. II, Sens organs, integration, and behavior (1961). New York and London: Academic Press 1960/1961.

Wigglesworth, V. B.: Digestion in the Tse-Tse-fly: A study of structure and function. Parasitology **21**, 288—321 (1929).

— The formation of the peritrophic membrane in insects, with special reference of the larvae of mosquitoes. Quart. J. micr. Sci. **73**, 593—616 (1930).

— Digestion in *Chrysops silacea* Aust. (Diptera, Tabanidae). Parasitology **23**, 73—76 (1931).

— Insect physiology. Methuen's manographs on biological subjects, 1. ed. (1934), 2. ed. (1938), 3. ed. (1946), 4. ed. (1950), 5. ed. revised and reset (1956). London: Methuen; New York: Wiley 1934—1956.

— The principles of insect physiology, 1. ed. (1939), 2. ed. (1944), 3. ed. (1947), 4. ed. revised (1950), 5. ed. with addenda (1953), 6. ed. revised (1965). London: Methuen; New York: E. P. Dutton 1939—1965.

— Physiologie der Insekten. Dtsch. Übers. v. M. Lüscher, 1. Aufl. (1955), 2. Aufl. (1959). Basel u. Stuttgart: Birkhäuser 1955/1959.

Wilfert, M., u. W. Peters: Vorkommen von Chitin bei Coelenteraten. Z. Morph. Tiere **64**, 77—84 (1969).

Wolfrom, M. L., D. L. Patin, and R. M. de Lederkremer: Thin-layer chromatography on microcrystalline cellulose. J. Chromat. **17**, 488—494 (1965).

Yasuma, A., and T. Ichikawa: Ninhydrin-Schiff and alloxan-Schiff staining. A new histochemical staining method for protein. Nagoya J. med. Sci. **15**, 96—102 (1952) — J. Lab. clin. Med. **41**, 296—299 (1953).

Dr. Rudolf Georgi
1000 Berlin 33, Griegstr. 37

Z. Zellforsch. 99, 570—607 (1969)

Bildung peritrophischer Membranen von Decapoden*

R. Georgi

I. Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin (Direktor: Prof. Dr. G. Kümmel)
und Abteilung für Elektronenmikroskopie der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin
(Leitung: Prof. Dr. E. Ruska und Prof. Dr. E. Wiesenberger)

Eingegangen am 21. April 1969

* Inauguraldissertation der Math.-Nat. Fakultät der Freien Universität Berlin (Teilveröffentlichung). Für die Überlassung des Themas danke ich Herrn Prof. Dr. Werner Peters.

Formation of Peritrophic Membranes in Decapoda

Summary. The anatomy of the stomach and the midgut of *Orconectes limosus* RAFINESQUE (Decapoda) have been investigated supported by results of *Astacus fluviatilis* FABRICIUS (Decapoda) as indicated in literature. A semi-schematic reconstruction has been drawn from light-microscopic slides.

Initially the formation of pertrophic membranes in Decapoda has been investigated by means of light-microscopic slides: The kind of formation is a delamination from the total tubar part of the midgut ("Mitteldarm-Rohrabschnitt"), as well as the dorsal diverticulum of the midgut, and further from the duct of the Hepatopankreas. Since those cells, which are forming the peritrophic membrane, work synchronically only within small areas, little shreads of membranes are emitted. Later they stick together in a multilayered tubar structure.

The fine-structure of the epithelia, which are forming the peritrophic membrane, has been investigated in four species of Decapoda by means of electron-microscopic preparations. Microvilli have been measured, and the formation of microfibrils has been pictured.

The hypothesis of MERCER and DAY upon the formation of hexagonal texture of microfibrils ("Wabentextur") has been modified with regard to results presented in this paper: Microfibrils are formed between the microvilli, but only at the distal end. Thus they produce a ribbingly thickning of a felt-like texture of microfibrils ("Streuungstextur").

Peritrophic membranes probably are remainder of the omnipotency of the cell, i.e. a equivalent formation produced by the entoderm as the cuticle is formed by the ectoderm.

Zusammenfassung. Die Anatomie des Magens und Mitteldarmes des amerikanischen Flußkrebses *Orconectes limosus* RAFINESQUE (= *Cambarus affinis* SAY) wurde im Vergleich mit Literaturangaben über den Edelkrebs *Astacus astacus* L. (= *A. fluviatilis* FABRICIUS) untersucht. Aus lichtmikroskopischen Schnittpräparaten entstand eine halbschematische Rekonstruktion.

Lichtmikroskopisch wurde die Bildung der peritrophischen Membranen bei einigen Decapoden untersucht: Die Bildung erfolgt durch Delamination vom gesamten Mitteldarm-Rohrabschnitt, vom dorsalen Mitteldarmdiverticulum und von den Verbindungsgängen des Hepatopankreas. Da die Zellen der Bildungsepithelien nur in kleineren Bereichen synchron arbeiten, werden kleine Membranfetzen abgegeben, die dann zu einem mehrschichtigen rohrartigen Gebilde verkleben.

Die Feinstruktur der Bildungsepithelien wurde bei vier Decapoden-Arten elektronenmikroskopisch untersucht. Der Mikrovillisaum wurde vermessen und die Entstehung der Mikrofibrillen abgebildet.

Die Hypothese von MERCER und DAY über die Entstehung der Wabentextur wurde auf Grund der vorliegenden Befunde modifiziert: Mikrofibrillen entstehen nur am distalen Ende der Mikrovilli und nur zwischen ihnen und bilden so eine rippenartige Verstärkung einer „Streuungstextur".

Wahrscheinlich sind peritrophische Membranen ein Restausdruck der Omnipotenz der Zelle, also Ersatzbildungen des Entoderms für die Cuticula des Ektoderms.

Lyonet (1762) berichtet, daß im Darm von „Raupen, die von Weidenholz leben" (*Cossus cossus* L. ?), eine besondere Differenzierung den direkten Kontakt zwischen Nahrung und Epithel verhindert. Ramdohr (1811) bezeichnet die Struktur als „innere Membran", Darwin (1851/54) schreibt von einer „epithelial membrane" und Balbiani führt den Begriff „peritrophische Membran" ein. Peritrophische Membranen sind Bildungen des Darmes, die die Nahrung einhüllen. Ihre Abscheidung kann ständig, ohne erkennbare Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme, oder periodisch, durch die Nahrungsaufnahme ausgelöst, erfolgen. Peritrophische Membranen sind weder bleibendes zelliges Organ, noch statisches Zellorganell, sondern vielmehr Ausdruck der Sekretion des entodermalen Epithels. Daher halte ich den Ausdruck „Membranen" in doppelter Hinsicht für unpräzise: Als „Membranen" werden zellige Bildungen (z. B. perinephrische Membran) bezeichnet. Zum anderen könnte die Bezeichnung „Membranen" suggerieren, daß es sich bei den peritrophischen Membranen um einen Teil der lebenden Zelle, also eine „unit-membrane" handelt. Indessen liegt eine Abscheidung durch die Zellmembran hindurch vor. Den von Hering (1939), Kusmenko (1940) und Schreiber (1956) verwendeten Begriff „peritrophische Hüllen" halte ich für sehr viel geeigneter, jedoch wird sich eine Änderung des international eingeführten Ausdrucks nicht durchsetzen lassen.

Von peritrophischen Membranen (im folgenden stets als p. M. abgekürzt) ist bei der Bezeichnung des gesamten Gebildes die Rede. Der Plural soll zum Ausdruck bringen, daß es sich zumindest beim „Delaminationstyp" (Wigglesworth, 1939/65; s. S. 592 f.) immer um mehrschichtige, zusammengesetzte Bildungen handelt. Der Singular „peritrophische Membran" findet nur dann Verwendung, wenn es sich um die Entstehung einer einzelnen Schicht am Epithel handelt.

Lichtmikroskopische Untersuchungen über den Bildungsmodus von p. M. stammen u. a. von Wigglesworth (1930) und von v. Dehn (1933). Bei Bejahung der Frage nach dem Vorkommen von Chitin in den p. M. waren neben anderen Autoren Gambrell (1933) und Butt (1934a, b) geneigt, die p. M. vom Ektoderm abzuleiten. Damals galt die Produktion von Chitin geradezu als Unterscheidungsmerkmal für Ekto- und Entoderm. Für den Bildungstyp II (s. S. 593) meldete erst Waterhouse (1953a, b) Zweifel an der ektodermalen Abkunft der p. M. an.

In Fortsetzung der Arbeiten von Peters (1966b, 1967a, b, c, 1968a, 1969a) beschäftigt sich meine Dissertation mit der Feinstruktur und chemischen Zusammensetzung von p. M. bei Crustaceen (Georgi, 1969). In der vorliegenden Untersuchung wird der Zusammenhang zwischen elektronenmikroskopisch beobachteter Feinstruktur und dem Bildungsmodus behandelt. Eine Übersicht über die Literatur über p. M. bei Crustaceen ist bei Georgi (1969) enthalten.

Material und Methoden

Tiermaterial

Süßwasserbewohner. Orconectes limosus Rafinesque (bisher als *Cambarus affinis* Say bezeichnet) und *Astacus leptodactylus* Eschscholz. Haltung: verdunkelte Eternit-Wannen von 30 Liter Inhalt; Einzelhaltung durch Unterteilung mit durchbrochenem Plexiglas. Ständiges Frischwasser-Überlaufsystem und Belüftung. Unterdrückung der Verpilzung mit Nipargin. Fütterung: 1mal 0,5 g tiefgefrorenes Rinderherz pro Tier und Woche. Im Winterhalbjahr keine Fütterung.

Meeresbewohner. Palaemonetes varians Leach, *Crangon crangon* L., *Cancer pagurus* L., *Carcinus maenas* L. Haltung: 5 Liter-Plexiglas-Aquarien, wöchentlicher Wasserwechsel. Fütterung *Tubifex. Homarus gammarus* L. Haltung: 30 Liter-Eternitwanne. Seewasser-Regeneration über Kohlefilter. Fütterung: Rinderherz.

Lichtmikroskopie

Palaemonetes varians Leach in unkontrolliertem Fütterungszustand präpariert, die übrigen jeweils 3 h nach Beginn der Futteraufnahme; von *Orconectes limosus* Rafinesque außerdem Hungertiere. Herauspräparierter Darm in Teilstücke zerlegt. Fixation: 24 h bei 4° C nach Bouin-Duboscq-Brasil (Adam und Czihak, 1964). Entwässerung: Äthanolreihe. Intermedium: Butanol. Einbettungsmittel: Paraffin. Schnittstärke 4—8 µm. Frontal-, Sagittal- und Querschnittserien von Pylorus- und Mitteldarmregion; Einzelschnitte vom Enddarm. Färbemethoden bzw. histochemische Nachweisreaktionen: Kohlenhydrate—PAS-Reaktion nach McManus (1946), Lillie (1947) und Hotchkiss (1948). Chitin—Chitosantest nach van Wisselingh in Vereinfachung der Modifikation von Campbell (1929). (Wegen starker alkalischer Hydrolyse nur an herauspräparierten p. M. nicht aber in Schnittpräparaten anwendbar.) Mucopolysaccharide — 7 Teile 2%iger Alcianblaulösung in 3%iger Essigsäure + 1 Teil 2 M NaCl-Lösung (Scott, Quintarelli und Dellovo, 1964); Bestätigung durch metachromatische Rotfärbung mit Toluidinblau (nach Gedigk und Totovic, 1964) und Eisenbindungsreaktion nach Hale in der Modifikation nach G. Müller (aus Adam und Czihak, 1964). Proteine—Bromphenolblau nach Mazia, Brewer und Alfert (1953). α-AMS—Ninhydrin-Schiff-Reaktion (Yasuma und Ichikawa, 1952).

Pylorusmodell (Abb. 1)

Cardiaregion nach Aufhellungspräparaten gezeichnet. Herauspräparierte Mägen in 70% Äthanol fixiert und über Äthanolreihe entwässert. Günstigstes Aufhellungsgemisch: 9 Teile Benzylbenzoat + 1 Teil Äthylenglycolmonoäthylester (Cellosolve). Aufbewahrung in Mischung beider Substanzen 7:3.

Halbschematische Rekonstruktion der Pylorusregion aus lichtmikroskopischen Schnittserien: Jeder zehnte der ca. 10^3 Schnitte einer Querschnittserie mit Zeichenprisma 40fach linear vergrößert gezeichnet. Begrenzungslinien des Darmlumens perspektivisch verkürzt und in Koordinatensystem eingetragen. Nach diesen „Tiefe-Linien" Schummerung eingerichtet. Bezeichnung der Bereiche in Anlehnung an Kaestner (1967).

Elektronenmikroskopie

Präparation im Fixationsmittel bei 4° C. Fixationsmittel: Glutaraldehyd (Sabatini, Bensch und Barnett, 1963) 2,5%ig mit 0,1 M Phosphatpuffer bei pH 7,4; keine osmotische Anpassung; Fixationsdauer 2 h bei 4° C. Auswaschen mit 0,1 M Phosphatpuffer mit 0,22 M Saccharose als osmotischer Anpassung. Nachfixierung: Osmiumtetroxid (Palade, 1952) bei pH 7,4 ohne osmotische Anpassung.

$KMnO_4$-Fixation nach Luft (1956) zeigte bei hinreichender Membranerhaltung starke Quellung der Epithelzellen wegen Hypotonie des Fixationsmittels. Daraufhin Bestimmung der Osmolarität von Homogenaten von Mitteldarmepithelien mit Osmometer der Fa. Knauer. In Abwandlung der Angaben von Tahmisian (1964) folgendes Fixationsgemisch: 1 ml 0,1 M Na_2HPO_4 + 1 ml 0,1 M NaH_2PO_4 + 1 ml 1,45 M NaCl (Palade B) + 10 ml 2%ige OsO_4-Lösung (= 1,45% Endkonzentration) + 260 mg $KMnO_4$ (= 2% Endkonzentration); darin gemessene Osmolarität von 470 mosmol durch Zusatz von 33 mg NaCl (Documenta Geigy) an die im Gewebe gemessene Osmolarität von 550 mosmol angepaßt.

Entwässerung: Acetonreihe. Einbettung: Mikropal der Fa. Ferak (Ryter und Kellenberger, 1958). LKB-Ultrotome I. Trägernetze Formvar-befilmt. Kontrastierung: Uranylacetat (Strugger, 1958) 30 min bis 2 h; Bleicitrat nach Reynolds (1963) 1:2 verdünnt, 5—10 min.

Zur Klärung der Frage nach der Abscheidung von p. M. durch die Mitteldarmepithelzellen wurde die „Zahl der Mikrovilli pro Flächeneinheit" in der Tabelle mit der „Zahl der ‚Waben'

pro Flächeneinheit" in den wabenförmigen Texturen von Mikrofibrillen (s. Georgi, 1969) verglichen. Auszählung an nachvergrößerten Positiven elektronenmikroskopischer Aufnahmen.

Ergebnisse

1. Anatomie des Darmtraktes des amerikanischen Flußkrebses (Abb. 1)

Eine Beschreibung des Darmtraktes des amerikanischen Flußkrebses *Orconectes limosus* Rafinesque (= *Cambarus affinis* Say) lag bisher nicht vor. Obgleich keine wesentlichen Abweichungen gegenüber den vom Edelkrebs her bekannten Verhältnissen zu erwarten waren, erschien bei der Untersuchung der Bildung der p. M. zunächst die Klärung der Darmverhältnisse angezeigt.

Angaben über den Darmtrakt des Edelkrebses *Astacus astacus* L. (= *A. fluviatilis* Fabricius) finden sich bei Jordan (1909), Janisch (1924), Ringel (1924), Bütschli (1924), Jordan und Hirsch (1927) und Kaestner (1967). Die Abbildung von Jordan und Hirsch (1927) ist im Cardiagebiet gut verständlich. Im Pylorus-Teil sind aber einige Einzelheiten unrichtig dargestellt: so ist z. B. *innerhalb* der oberen Filterrinne ein nicht vorhandener Haarfilter angegeben, der „Trichter" (s. u.) scheint „in der Luft zu schweben" usw. Auch die neueren Abbildungen bei Kaestner (1967) bringen hier nur geringe Fortschritte. Die neuesten Untersuchungen auf dem Gebiet des Magens der Malacostracen (Siewing, 1957; Haffer, 1965; Flasarova, 1967) beschäftigen sich nicht speziell mit dem Flußkrebs. Aus lichtmikroskopischen Schnittserien entwickelte ich daher eine zeichnerische, halbschematische Rekonstruktion für den Pylorus- und Mitteldarmabschnitt von *Orconectes limosus* Rafinesque.

Meine lichtmikroskopischen Präparate vom amerikanischen Flußkrebs zeigen folgendes Bild (Abb. 1): Der Ösophagus (*O*) mündet, von ventral kommend, in die große ballonartige Cardia (*C*) ein. Diese besitzt je ein Paar ventraler (*Suc*) und dorsaler (*Soc*) Lateralwülste. Letztere tragen eine Zahnleiste. Zwischen den beiden Zahnleisten bildet das Cardiadach median eine trichterartige Einstülpung mit einem unpaarigen Zahn (*Dc*) am unteren Ende. Am Übergang zum Pylorus wird das Lumen durch Klappen von ventral (*Vck*) und von lateral (*Sup* und *Sf*) eingeengt. Im Pylorus (*P*) setzen sich die oberen Lateralwülste (*Sop*) fort. Nach dorsal hin schließt sich an diese — hinter einer Borstenreihe (*B*) — je eine kanalartige Rinne (*FRo*) an. Median liegt eine mächtige dorso-ventral ausgezogene Falte (*Vp*). Zwischen ihr und den Lateralwülsten erstrecken sich Rinnen (*FRup*), deren Lumen ∩-förmig aufgebogen ist. Sie enden caudad korbartig (*FRust*). Die Ventralfalte (*Vp*) trägt beiderseits zahlreiche mit Borsten (*B*) besetzte Leisten (*FRus*). Diese Leisten heben sich im caudal gelegenen korbartigen Teil der Rinnen (*FRust*) von der medianen Falte (*Vp*) ab. Am Ende des Pylorus setzt sich dann dessen Dach als U-förmiges, nach unten offenes Rohr (*Dpk*) fort und überbrückt so den Mitteldarm-Rohrabschnitt. Dieser sog. „Trichter" besteht praktisch nur aus einer doppelten Cuticula. Eine Öffnung des Trichters nach oben hin, wie sie Bütschli (1924) beim Edelkrebs abbildet, konnte ich weder beim amerikanischen Flußkrebs noch beim galizischen oder Sumpfkrebs (*Astacus leptodactylus* Eschscholz) finden. Der „Trichter" entspricht den von Schneider (1890) bei Insekten beschriebenen Valvulatrichtern; auch bei Decapoden könnte er zu falschen Rückschlüssen über die Bildung peritrophischer Membranen Anlaß geben. Der Mitteldarm schließt sich als sehr kurzer (2—3 mm) Rohrabschnitt (*Mr*) an den Pylorus

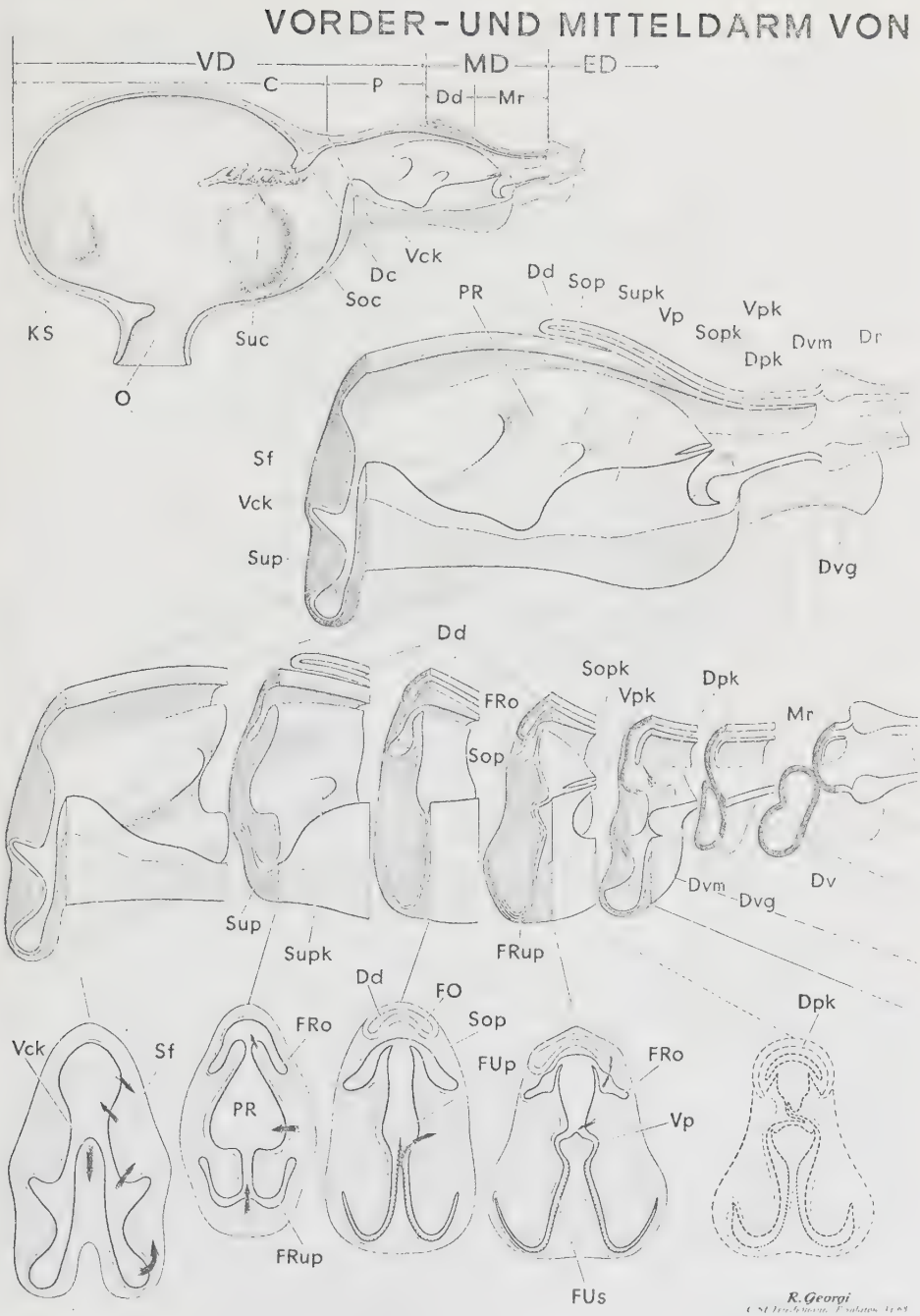
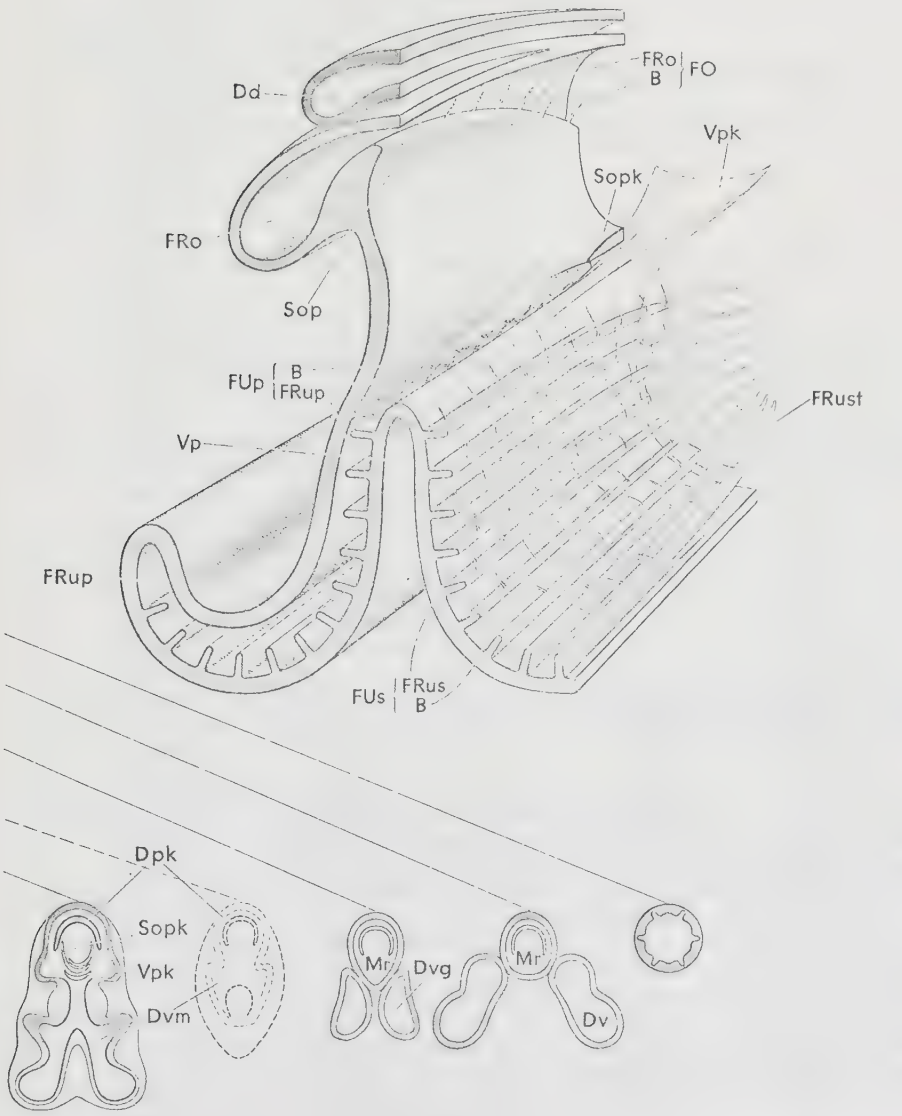


Abb. 1. Erläuterungen. Links oben: Magen, Mitteldarm (ohne Mitteldarmdrüse) und Beginn des Enddarmes. Median aufgeschnitten, Einblick in die rechte Hälfte. Die Cardia ist im Vergleich zu den anderen Abschnitten etwa im Verhältnis 1:2 verkleinert gezeichnet. Links, obere Mitte: Pylorus, Mitteldarm (ohne Mitteldarmdrüse) und Beginn des Enddarmes. Median aufgeschnitten, Einblick von rostro-median. Punktiert eingezeichnet sind die Querschnittslinien der darunter gezeichneten Blöcke. Vergrößerung etwa 20fach. Links, untere Mitte: Pylorus, Mitteldarm (ohne Mitteldarmdrüse) und Beginn des Enddarmes. Darstellung wie



R. Georgi
Psalmtomiki/C.H. Friedemann 68

links, obere Mitte, jedoch in einzelne Blöcke zerlegt und diese auseinandergezogen gezeichnet. Im 3. und 4. Block von rechts sind punktiert je eine zusätzliche Querschnittslinie angegeben. Unten: Querschnitte jeweils an der Stelle, an der die Blöcke auseinandergeschnitten sind. Punktiert: Zusätzliche Querschnitte. Die Pfeile sollen die von links nach rechts fortschreitende Veränderung der Lumenbegrenzungslinien verdeutlichen. Rechts Mitte:. Die Filtereinrichtungen des Pylorus (stark verändert nach KAESTNER, 1967). Die rechte Hälfte des Pylorus ist schwarz gezeichnet, die über die mediane Schnittebene und die hintere Querschnittsebene herausragenden Teile sind grau gezeichnet

Legende zur Abb. 1

VD *Bildungen des Vorderdarmes*

C *Cardia und ihre Bildungen*

KS Krebsstein

Falten:

Suc Untere Seitenfalte der Cardia: kauende Platte

Soc Obere Seitenfalte der Cardia: laterale Zahnleiste

Dc Mediane Dorsalfalte der Cardia: Mittelzahn

Sf Senkrechte Seitenfalte zwischen Cardia und Pylorus: Engt den Übergang von der Cardia zum Pylorus auf einen senkrechten Spalt ein

Vck Mediane Ventralklappe: Engt den ventralen Übergang von der Cardia zum Pylorus auf zwei laterale Kanäle ein

P *Pylorus und seine Bildungen*

PR Preßraum (Hauptlumen des Pylorus)

Falten:

Sup Untere Seitenfalte des Pylorus: begrenzt untere primäre Filterrinne (*FRup*) nach dorsal

Supk Klappenartiger Fortsatz der unteren Seitenfalte des Pylorus (*Sup*): dient als Ventil des Preßraumes (*PR*) gegen die untere primäre Filterrinne (*FRup*)

Sop Obere Seitenfalte des Pylorus: trägt an Oberkante eine Borstenreihe (*B*) und bildet so die obere Filtereinrichtung (*FO*); begrenzt die obere Filterrinne (*FRo*) nach median gegen den Preßraum (*PR*)

Sopk Klappenartiger Fortsatz der oberen Seitenfalte des Pylorus (*Sop*): rechte und linke Seite bilden zusammen mit dem zungenartigen Fortsatz der Pylorus-Dorsalwand (*Dpk*) ein Rohr, das den Primärkot am Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*) direkt in den Enddarm (*ED*) führt

Dpk Zungenartiger Fortsatz der ektodermalen Pylorus-Dorsalwand: „Trichter", der in Verbindung mit dem klappenartigen Fortsatz der oberen Seitenfalte des Pylorus (*Sopk*) den Primärkot am Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*) vorbei direkt in den Enddarm (*ED*) führt

Vp Mediane Ventralfalte des Pylorus: Trägt die untere sekundäre Filtereinrichtung (*FUs*)

Vpk Klappenartiger dorsocaudaler Fortsatz der medianen Ventralfalte des Pylorus (*Vp*): schließt den Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*) gegen den Preßraum (*PR*) ab

Filtereinrichtungen:

B Filter„borsten" (in wesentlich verringerter Zahl gezeichnet)

FO Obere Filtereinrichtung: besteht aus der oberen Filterrinne (*FRo*) und Filterborsten (*B*) an der oberen Seitenfalte des Pylorus (*Sop*). Das Filtrat gelangt teils zum Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*), teils zum Enddarm (*ED*)

FRo Obere Filterrinne: liegt lateral von der oberen Seitenfalte des Pylorus (*Sop*)

FUp Untere primäre Filtereinrichtung: besteht aus Filterborsten (*B*) an der unteren Seitenfalte des Pylorus (*Sup*) und der unteren primären Filterrinne (*FRup*): Das Filtrat gelangt zur unteren sekundären Filtereinrichtung (*FUs*)

FRup Untere primäre Filterrinne: leitet das Filtrat der unteren primären Filtereinrichtung (*FUp*) zur unteren sekundären Filtereinrichtung (*FUs*) (Medianer Schenkel des U-förmigen Kanals — Strömungsrichtung ventro-caudad); leitet gleichzeitig Sekrete des Hepatopankreas in die Cardia (lateraler Schenkel des U-förmigen Kanals — Strömungsrichtung rostrad)

FUs Untere sekundäre Filtereinrichtung: besteht aus Leisten auf der medianen Ventralfalte des Pylorus (*Vp*) [damit werden die unteren sekundären Filterrinnen (*FRus*) gebildet] und aus Filterborsten (*B*), die auf diesen Leisten dorsad stehen. Die Leisten heben sich caudal von der Ventralfalte (*Vp*) ab und enden korbartig. Das Filtrat gelangt in den Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*)

FRus Untere sekundäre Filterrinnen: werden von Leisten auf der medianen Ventralfalte des Pylorus (*Vp*) gebildet. Leiten das Filtrat der unteren sekundären Filtereinrichtung (*FUs*) zum Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*)

FRust Transversaler Endabschnitt der unteren sekundären Filterrinnen (*FRus*): vergittert den Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvm*)

MD *Bildungen des Mitteldarmes*

Dd Rostrad gerichtetes Dorsaldiverticulum: Bildungszone von peritrophischen Membranen

Dv Ventrale Diverticula: bilden mit ihren Verzweigungen den Hepatopankreas (Mitteldarmdrüse)

Dvg Zu- bzw. Abführgänge des Hepatopankreas (latero-caudad gerichtet)

Dvm Mündungsbereich der Hepatopankreasgänge (*Dvg*): Bildungszone von peritrophischen Membranen

Mr Mitteldarm-Rohrabschnitt: Bildungszone peritrophischer Membranen

ED *Bildungen des Enddarmes*

Dr Drüsengürtel am Anfang des Enddarmes (*ED*)

Die Bezeichnungen habe ich in Anlehnung an Kaestner (1967) gewählt.

an. In diesen Mitteldarm-Rohrabschnitt mündet vorn-oben das Dorsaldiverticulum (*Dd*) ein. Es erstreckt sich rostrad über den Pylorus. Nach übereinstimmender Angabe aller Autoren ist dieses Diverticulum beim Edelkrebs unpaarig. Beim amerikanischen Flußkrebs *Orconectes limosus* Rafinesque (= *Cambarus affinis* Say) fand ich demgegenüber Anklänge an Paarigkeit. Am distalen Ende liegen stets zwei separate Lumina vor, während man weiter proximal ein median dorsoventral stark eingeengtes Lumen antrifft (Abb. 2). Wahrscheinlich sind in der Ontogenese zwei separate Lumina miteinander verwachsen. Für diese Deutung spricht auch das Vorkommen von paarigen Dorsalverticula bei phylogenetisch niedriger stehenden Crustaceen-Gruppen.

Ventral zweigt vom Mitteldarm-Rohrabschnitt latero-caudad je ein Gang (*Dvg*) ab, der die Verbindung zum Hepatopankreas (Mitteldarmdrüse) herstellt. Obgleich sie im folgenden als Zuführgänge bezeichnet werden, erfüllen sie natürlich auch die Aufgaben eines Abführganges.

An den überaus kurzen Mitteldarm-Rohrabschnitt (*Mr*) schließt sich, mit einer Verdickung (*Dr*) beginnend, der lange Enddarm an. Dieser zieht mit sternförmigem Querschnitt durch das gesamte Pleon und bildet im Telson einen Anus.

2. Histologie des Darmtraktes des amerikanischen Flußkrebses

Cardia und Pylorus sind vollständig mit einer mehrschichtigen Cuticula ausgekleidet. An Polstern, Preßplatten und Zähnen ist diese Cuticula besonders stark ausgebildet. Die Cuticula-Auskleidung deutet auf die ektodermale Abkunft des Vorderdarmes.

Dem Mitteldarm-Rohrabschnitt, dem Dorsaldiverticulum, den Zuführgängen zum Hepatopankreas und seinen Verzweigungen fehlt die cuticuläre Auskleidung. Das Mitteldarmepithel ist ein einschichtiges Zylinderepithel mit starker Zellregeneration vom basalen Bereich her. Die Kerne liegen zentral, während apikal Vakuolen liegen (Abb. 3). Bei diesen lichtmikroskopisch als Vakuolen dargestellten Bildungen handelt es sich nach den elektronenmikroskopischen Aufnahmen wahrscheinlich um Lysosomen. Die Zuführgänge zum Hepatopankreas und insbesondere seine vielfach verzweigten Schläuche zeigen gegenüber dem Mitteldarm-Rohrabschnitt und dem Dorsaldiverticulum insofern ein verändertes Epithel, als

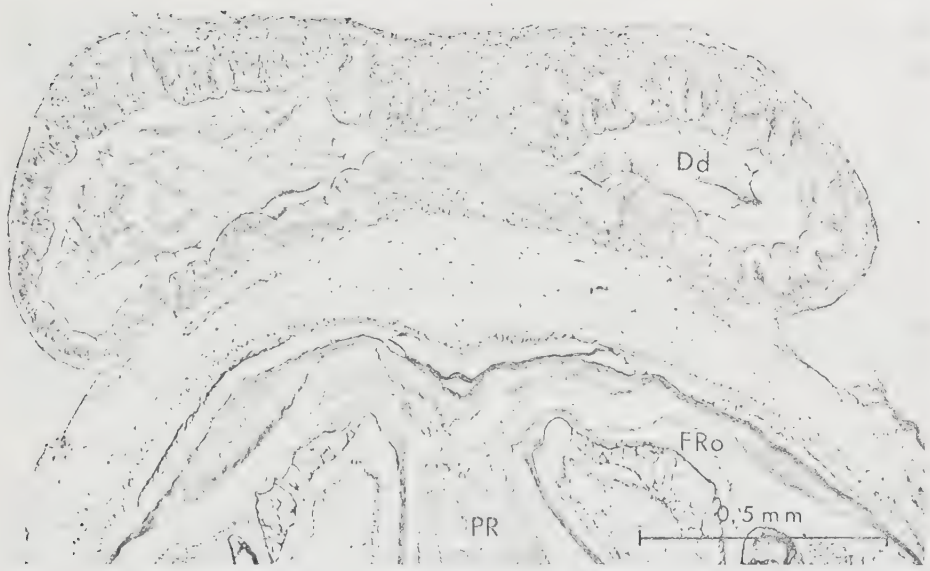


Abb. 2. Querschnitt durch das Dorsaldiverticulum des Mitteldarmes und Anschnitt des Pylorus von *Orconectes limosus* Rafinesque. Deutlich ist die ursprüngliche Paarigkeit des Dorsaldiverticulums zu erkennen. *Dd* Dorsaldiverticulum, *PR* Preßraum des Pylorus, *FRo* filtratabführende Rinne der oberen Filtereinrichtung. Fix.: Bouin-Duboscq-Brasil; Färb.: Alcianblau/Kernechtrot; V.: 66 (linear)

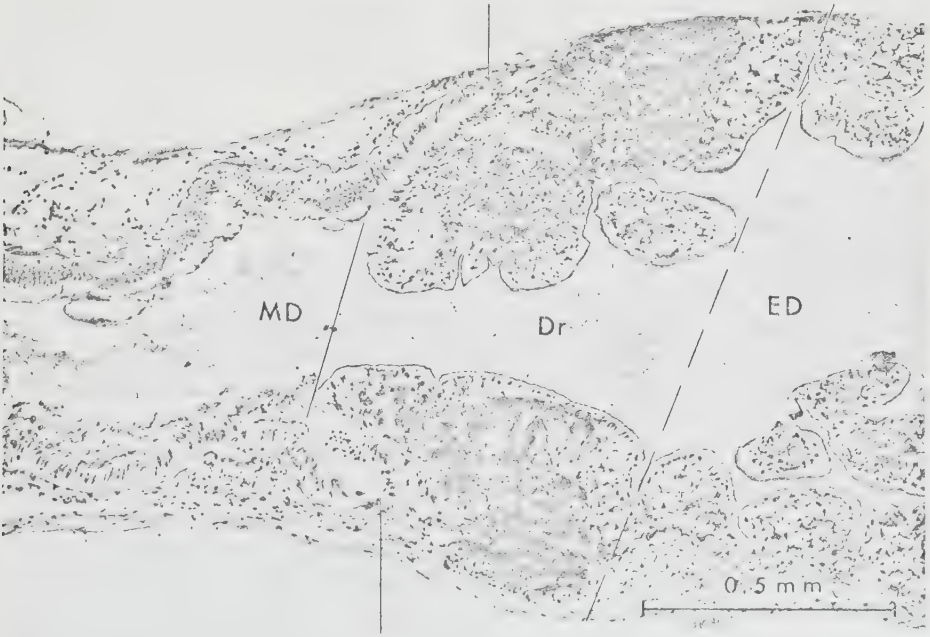


Abb. 3. Medianer Längsschnitt durch den Übergang Mitteldarm/Enddarm bei *Orconectes limosus* Rafinesque. *ED* Enddarm, *Dr* Drüsengürtel am Enddarmbeginn, *MD* Mitteldarm. Fix.: Bouin-Duboscq-Brasil; Färb.: Perjodsäure-Schiff-Reaktion/Hämatoxylin nach Weigert; V.: 66 (linear)

der Vakuolisierungsgrad sehr viel höher liegt. Im einzelnen hat bereits JACOBS (1928) die verschiedenen Zelltypen in den Schläuchen des Hepatopankreas von *Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLZ beschrieben.

Am Beginn des Enddarmes ist sogleich wieder eine Cuticula vorhanden. Das Enddarmepithel hat basal-liegende Kerne. In der auf Abb. 3 dargestellten Falte läßt sich die Grenze zwischen Mittel- und Enddarm auf eine Zelle genau festlegen. Am Anfang des Enddarmes liegt ein Drüsengürtel, dessen Zellen reich an PAS- und Alcianblau-positiven Einschlüssen sind.

Bei dem zum Vergleich untersuchten Darm des galizischen oder Sumpfkrebses (*Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLZ) wurden keine Abweichungen in der Histologie festgestellt. Lichtmikroskopische Präparate der anderen Arten wurden nur hinsichtlich der Histochemie der p. M. ausgewertet.

3. Verlauf der Nahrungsaufnahme beim amerikanischen Flußkrebs (Abb. 1)

Die von den Mundwerkzeugen grob zerkleinerte Nahrung gelangt über den Ösophagus (*O*) in die Cardia (*C*), wird zwischen den Lateralwülsten (*Sup*) abgepreßt und von den Zahnleisten (*Sop*) zerrieben. Nach der zahlreich vorhandenen Literatur über die Verdauung bei Crustaceen wird die Nahrung dabei mit Sekreten des Hepatopankreas vermischt (z.B. KRÜGER und GRAETZ, 1928). Diese müssen durch die ventralen U-förmigen Rinnen (*FRup*) nach vorn in die Cardia geflossen sein. In demselben Lumen fließt aber auch das Filtrat des ventralen Primärfilters (*FUp*) zum ventralen Sekundärfilter (*FUs*). Es müßte also in der U-förmigen Rinne die Strömungsrichtung abwechseln, oder im lateralen Schenkel des U wäre die Strömungsrichtung rostrad und im medianen Schenkel ventro-caudad. Leider fehlen Beobachtungen am lebenden Tier; ich sehe dafür jedoch keine Realisierungsmöglichkeit.

Die zerkleinerte Nahrung gelangt von der Cardia (*C*) caudad in den Preßraum (*PR*) des Pylorus (*P*). Peristaltik und kräftige Preßbewegungen bringen kleinere Nahrungsbestandteile und Flüssigkeit über den ventralen Primärfilter (*FUp*) zum ventralen Sekundärfilter (*FUs*). Alle gröberen Anteile der Nahrung gehen über den „Trichter" (*Dpk*) direkt in den Enddarm (*ED*), ohne mit dem Mitteldarmepithel in Berührung gekommen zu sein. Sie gehen ca. 2—4 Std nach der Futteraufnahme als Primärkot ab. Dieser ist rohrartig von p. M. umgeben. Dabei sind kleine Membranfetzen zu einem vielschichtigen Schlauch verklebt.

Die Filtration der Nahrung im Pylorus verläuft folgendermaßen: Die obere Filterrinne (*FRo*) ist mit einer Borstenreihe (*B*) gegen den Preßraum (*PR*) des Pylorus abgegrenzt. Das Filtrat des dorsalen Filters (*FO*) kann keinesfalls — wie nach den Abbildungen bei BÜTSCHLI (1924) und KAESTNER (1967), die sich allerdings auf den Edelkrebs beziehen, anzunehmen wäre — direkt in das dorsale Mitteldarmdiverticulum eintreten: die dorsale Öffnung im „Trichter" gibt es nach meinen Schnitten nicht. Das Filtrat gelangt also nach den auf Abb. 1 dargestellten Verhältnissen z.T. in die Zuführgänge des Hepatopankreas, z.T. aber auch direkt in den Enddarm.

Die ventralen Kanäle (*FRup*) sind gegen den Preßraum (*PR*) des Pylorus durch eine Borstenreihe (*B*) abgegrenzt, den sog. ventralen Primärfilter (*FUp*). Die auf der medianen Ventralfalte (*Vp*) stehenden Leisten sind zum Lumen der

U-förmigen ventralen Kanäle (*FRup*) hin mit dorsad gerichteten Borstenreihen (*B*) besetzt. Caudad lösen sich die Leisten von der ventralen medianen Falte ab, so daß ein einheitlicher Filtrationsraum entsteht. Diese Einrichtung ist der sog. ventrale Sekundärfilter (*FUs*), der durch größere Oberfläche und Vorfiltrierung erheblich wirksamer ist als der dorsale Filter (*FO*). Die „Rückspülung" des ventralen Sekundärfilters könnte eventuell mit dem Transport der Hepatopankreassekrete in die Cardia gekoppelt sein. Sekretion der Hepatopankreassekrete erfolgt nach Angaben von Hirsch und Jacobs (1928) und van Weel (1960) rhythmisch, und zwar mit zwei Maxima: 1 Std sowie 5—8 Std nach der Futteraufnahme. Ob der einstufige dorsale Filter (*FO*) „rückgespült" wird — und wenn ja, wie — ist unklar. Das Filtrat des ventralen Sekundärfilters enthält nur feinste Partikel (ca. 0,1 μm) und gelöste Stoffe. Es fließt caudad über die Zuführgänge in den Hepatopankreas.

Nach dem erwähnten Primärkot tritt nach einer Futteraufnahme ein Kot auf, den man als Sekundärkot bezeichnen könnte. Dieser ist ebenfalls von p. M. umgeben, unterscheidet sich aber durch eine sehr viel feinkörnigere, beinahe schleimige Konsistenz. Es ist bisher nicht geklärt, ob es sich bei dem Sekundärkot um Abscheidungen des Hepatopankreas handelt.

4. Ultrastruktur peritrophischer Membranen von Crustaceen

Ergebnisse über die Ultrastruktur der p. M. von Crustaceen wurden getrennt veröffentlicht (Georgi, 1969). Eine weitgehende Übereinstimmung mit den bei anderen Tiergruppen beschriebenen Verhältnissen (Peters, 1968a u.a.) liegt vor. Die p. M. bestehen aus einer Grundsubstanz und einem Netzwerk von chitinhaltigen Mikrofibrillen. Die Grundsubstanz enthält Protein und Mucopolysaccharide und ist von schleimiger Konsistenz. Die chitinhaltigen Mikrofibrillen von 40—150 Å Durchmesser sind innerhalb dieser Grundsubstanz zu verschiedenen Texturtypen angeordnet: Neben der filzartigen „Streuungstextur" (Schema: Abb. 15), bei der die Richtung der Mikrofibrillen rein zufällig ist, kommen hochgeordnete Texturen vor: Die orthogonale Anordnung von Bündeln von Mikrofibrillen wird als „Gittertextur" (Schema: Abb. 17a) bezeichnet. Sie kommt innerhalb der Klasse Crustacea nur bei der Unterklasse Anostraca und der Ordnung Notostraca (Unterklasse Phyllopoda) vor. Die als „Wabentextur" (Abb. 13; Schema: Abb. 16a) bezeichnete hexagonale Anordnung ist nach bisherigen Ergebnissen innerhalb der Klasse Crustacea auf die Unterklasse Malacostraca beschränkt. Bei Crustaceen tritt die „Wabentextur" im Gegensatz zur „Gittertextur" nie „frei", d.h. in Form eines „Lochmusters" oder Maschenwerkes auf; sie stellt vielmehr eine rippenartige, epithelseitige — also einseitige — Verstärkung einer „Streuungstextur" dar. In anderen Tiergruppen (z.B. Coleopteren) kommen „freie" „Wabentexturen" vor (s. Peters, 1969a). Der Klärung des Zustandekommens der „Wabentextur" der Mikrofibrillen in den p. M. der Malacostracen galten die elektronenmikroskopischen Untersuchungen (S. 583ff.).

5. Abscheidung der peritrophischen Membranen nach lichtmikroskopischen Befunden am amerikanischen Flußkrebs

Die Bildung der p. M. erfolgt nach lichtmikroskopischen Schnitten bei *Orconectes limosus* Rafinesque ausschließlich im Mitteldarm. Der Abscheidung von p. M.

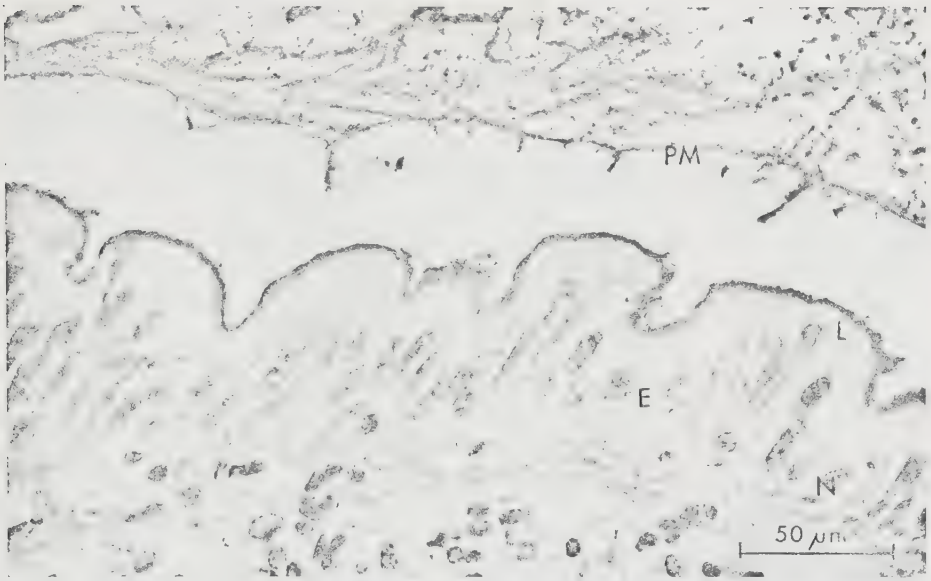


Abb. 4. Delamination der peritrophischen Membran vom Epithel des Mitteldarm-Rohrabschnittes von *Orconectes limosus* Rafinesque. *PM* peritrophische Membran, *E* Epithel, *N* Nucleus, *L* lichtmikroskopische Vakuole ≙ elektronenmikroskopischem Lysosom. Fix.: Bouin-Duboscq-Brasil; Färb.: Alcianblau/Kernechtrot; V.: 410 (linear)

im cuticulär ausgekleideten Vorder- bzw. Enddarm stehen folgende Überlegungen entgegen: Nur kleine Moleküle könnten überall durch die Cuticula hindurchtreten (Phillips, 1964; Phillips und Dockrill, 1968). Würden jedoch höhermolekulare Bausteine (z. B. bereits polymerisierte Mikrofibrillen) durch einzelne Poren der Cuticula hindurchtreten, so wäre die elektronenmikroskopisch beobachtete (Georgi, 1969), annähernd zweidimensionale Anordnung der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen schwer erklärlich. Vollkommen unerklärbar wäre dann das Zustandekommen der hochgeordneten „Waben"- und „Gittertexturen" (Georgi, 1969).

Im Mitteldarm erfolgt die Bildung von p. M. im:

1. Dorsaldiverticulum,
2. Mitteldarm-Rohrabschnitt,
3. Mündungsbereich der Zuführgänge des Hepatopankreas.

Die eigentlichen Zuführgänge und die Verzweigungen des Hepatopankreas zeigen auf lichtmikroskopischen Präparaten keine Bildung einer peritrophischen Membran. Die nach der PAS-Reaktion rot, nach der Alcianblau-Färbung blau erscheinende peritrophische Membran ist als Einzelschicht ca. 0,2 µm stark und somit an der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops. Auf den Abb. 4 und 5 erscheint die peritrophische Membran erheblich dicker als 0.2 µm. Die Ursache dafür ist in der Schnittdicke von 5—7 µm zu sehen: Nur an wenigen Stellen verläuft die peritrophische Membran über einen so großen Bereich rechtwinklig zur Schnittebene. Im Bildungsgebiet, wo sie flächenweise in Stücken zwischen

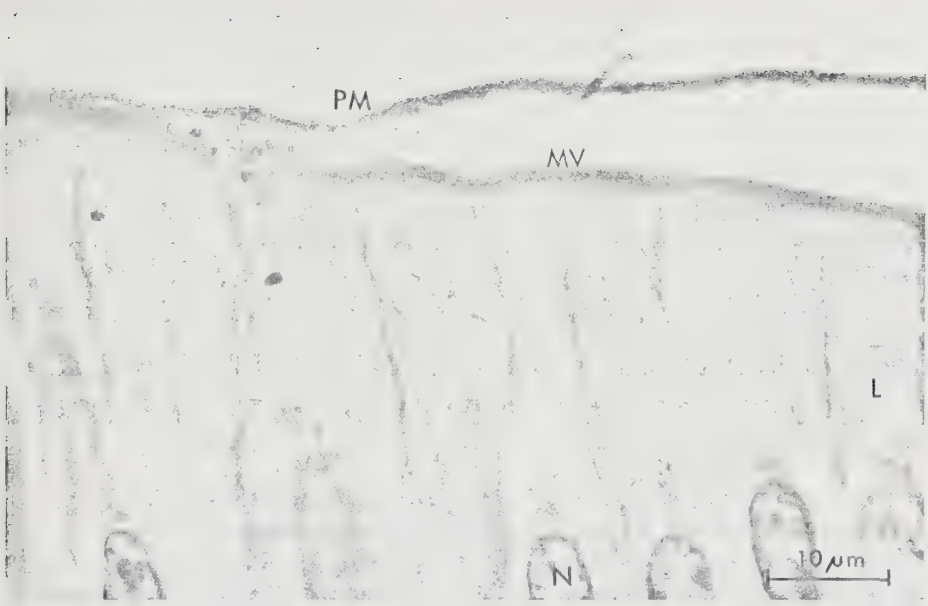


Abb. 5. Die histochemischen Eigenschaften der peritrophischen Membranen: Positiv auf Alcianblau, d.h. es sind Mucopolysaccharide enthalten. Zuführgang des Hepatopankreas von *Orconectes limosus* Rafinesque. *PM* peritrophische Membran. *MV* Mikrovillisaum, *N* Nucleus, *L* lichtmikroskopische Vakuole ≙ elektronenmikroskopischem Lysosom. Fix.: Bouin-Duboscq-Brasil; Färb.: Alcianblau/Kernechtrot; V.: 1650 (linear)

0,001 und 0,1 mm² Größe abgegeben werden, sind sie gut erkennbar. Die Bildung erfolgt schubweise. Die betreffenden Epithelzellen haben keine PAS- bzw. Alcianblau-positiven Einschlüsse; sie enthalten demnach keinen färberisch nachweisbaren Vorrat an Mucopolysacchariden. Es dürften wahrscheinlich niedermolekulare Einheiten durch das Plasmalemma austreten. Diese würden dann — vermutlich durch ein Ektenzym katalysiert — zu den anfärbbaren Mucopolysacchariden zusammentreten.

Wieweit die Mikrovilli an der Abscheidung der peritrophischen Membran beteiligt sind, ließ sich lichtmikroskopisch nicht klären. Im Lichtmikroskop zeigt sich bei *Orconectes limosus* Rafinesque ein Bürstensaum von etwa 1 µm Stärke. Von Dehn (1933) fand, daß bei *Cloëon* und bei *Carausius morosus* die peritrophische Membran proximal zwischen den Mikrovilli gebildet und zwischen ihnen hindurchgeschoben wird. Diese Befunde werde ich weiter unten diskutieren: beim amerikanischen Flußkrebs fand ich entsprechendes nicht. Ertogroul (1929) behauptet, daß die peritrophische Membran bei *Bombyx mori* dadurch entsteht, daß sich der Mikrovillisaum von der Zelle ablöst. Dabei kann es sich nach dem heutigen Stand der Dinge nur um Artefakte oder Fehldeutungen handeln.

Die vom Epithel des Mitteldarmes abgelösten Stücke der peritrophischen Membran werden passiv caudad verdriftet. Am Beginn des Enddarmes werden sie an den Primärkot angelagert. Dieser Kot gelangte über den „Trichter" (Bildung des ektodermalen Vorderdarmes) — ohne in Kontakt mit dem Mitteldarmepithel gekommen zu sein — direkt in den Enddarm.

Im Enddarm verliert der Kot offensichtlich Wasser und wird verdichtet. Dabei werden die p. M. zu einem geschlossenen Rohr gepreßt. Diese angepreßten Membranen sind dann lichtmikroskopisch nur sehr schwer nachweisbar, da Kot und Membranen sehr ähnliche färberische Eigenschaften haben. Sie sind jedoch vom Enddarminhalt jederzeit leicht abzupräparieren. Auch in den Kotschnüren, die jeweils in Stücken zu 1—3 cm Länge abgegeben werden, sind sie vorhanden.

Die Abscheidung der p. M. erfolgt ohne erkennbare Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme. Der Gegensatz zu den Verdauungsenzymen ist interessant: Diese werden im Anschluß an die Nahrungsaufnahme — nach festgelegten Zeitintervallen — sezerniert (VAN WEEL, 1960). Bei Hungertieren findet man die p. M. in Form von leeren Schläuchen. Diese werden noch von Tieren gebildet, die im Winterhalbjahr über 6 Monate lang nicht gefüttert wurden. Unklar ist, welche stoffwechselphysiologische Bedeutung dieser auf die Dauer nicht unerhebliche Substanzverlust hat.

6. Elektronenmikroskopische Feinstruktur der Darmepithelien und die Bildung der peritrophischen Membranen bei einigen Decapoden

a) Allgemeine Zellbeschreibung der Mitteldarmepithelien. Nachdem durch lichtmikroskopische Befunde wahrscheinlich gemacht werden konnte, daß auch bei Decapoden ausschließlich Mitteldarmepithelien die p. M. bilden, wurden folgende Abschnitte des Mitteldarms mit Hilfe von elektronenmikroskopischen Schnittpräparaten näher untersucht:

1. Dorsaldiverticulum des Mitteldarmes bei a) *Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLZ; b) *Orconectes limosus* RAFINESQUE.

2. Mitteldarm-Rohrabschnitt bei a) *Homarus gammarus* L. — α) vorderer Abschnitt, β) hinterer Abschnitt —; b) *Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLZ; c) *Orconectes limosus* RAFINESQUE; d) *Carcinus maenas* L.

3. Zuführgang des Hepatopankreas bei a) *Homarus gammarus* L.; b) *Astacus leptodactylus* ESCHSCHOLZ; c) *Carcinus maenas* L.

4. Rectaldiverticulum des Mitteldarmes bei a) *Homarus gammarus* L.; b) *Carcinus maenas* L. Bei *Astacus* und *Orconectes* sind keine Rectaldiverticula ausgebildet.

5. Zum Vergleich wurde der Anfang des Enddarmes von *Astacus* präpariert.

Alle untersuchten Epithelien bilden eine 1—1,5 µm starke Basalmembran. Die Basalmembran enthält Filamente, die einen Durchmesser von ca. 100 Å haben und in ihrer Länge nicht bestimmbar sind.

Das Mitteldarmepithel stellt einen Verband hochprismatischer Zellen dar. Die Breite der einzelnen Zellen liegt zwischen 5 und 10 µm; die Höhe beträgt 70 bis 80 µm. Die basale Fläche der Zelle ist wenig eingefaltet. Einander benachbarte Zellen sind im basalen Bereich auf etwa ein Sechstel ihrer Höhe seitlich stark verzahnt; im apikalen Bereich ist die Zellmembran zwischen den Zellen mit einer Stärke von 350 Å dicker als im Normalfall gebaut (vgl. SJÖSTRAND, 1962) und geht dann in Schlußleisten über (Abb. 6). Septierte Desmosomen konnte ich in meinen Präparaten bisher nicht finden. Basal und apikal sind in der Zelle Mitochondrien gehäuft, im übrigen Bereich einzeln anzutreffen. Dazwischen erstreckt sich ein ausgedehntes, lamellär gebautes, rauhes endoplasmatisches Reticulum.

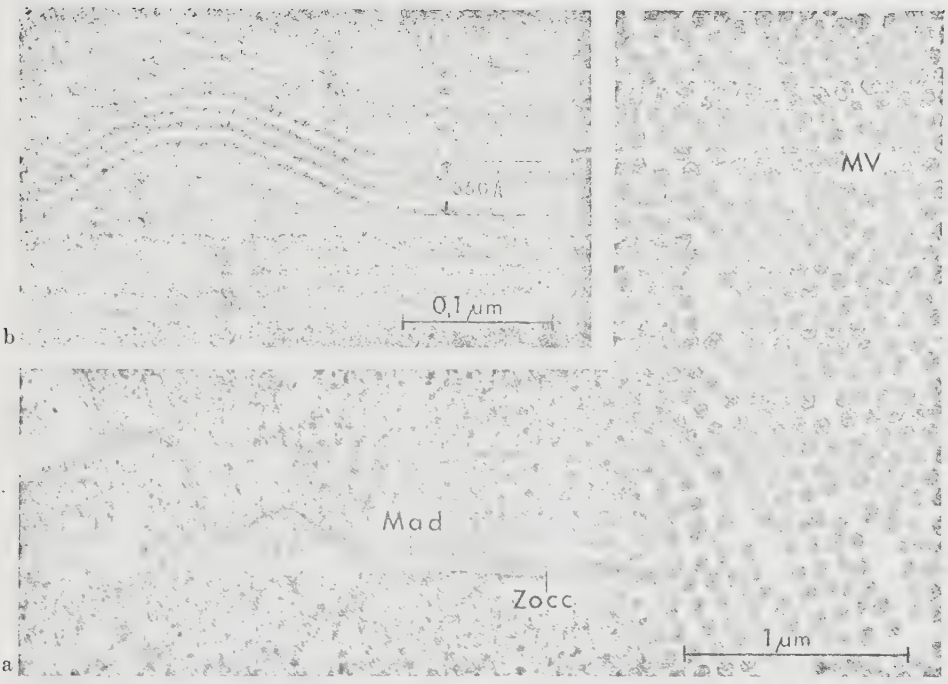


Abb. 6. a Apikale seitliche Verbindung der Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführgang des Hepatopankreas von *Homarus gammarus* L. *Zocc* Zonula occludens (Schlußleiste). *Mad* Macula adhaerens (Desmosom); *MV* Mikrovilli. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 7960; GV.: 30000. b Zellmembran im subapikalen Bereich der Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführgang des Hepatopankreas von *Homarus gammarus* L. Mit 350 Å Stärke liegt ein verstärkter Bau vor. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 18000; GV.: 200000

Auf Abb. 7 sind wegen der Art der Fixation ($KMnO_4/OsO_4$) keine Ribosomen dargestellt. Bei anderen Fixationen sind hingegen z.T. auch Polysomen erkennbar. Das endoplasmatische Reticulum ist in den von mir untersuchten Bereichen am stärksten in den Hepatopankreas-Zuführgängen ausgebildet. Cytolysosomen (Abb. 8a) und Golgi-Apparate (Abb. 8b), die in besonders engem Kontakt zum

Abb. 7. Lamellär gebautes, rauhes endoplasmatisches Reticulum im zentralen Bereich der Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführgang des Hepatopankreas von *Astacus leptodactylus* Eschscholz. Auf Grund der Permanganat-Fixation sind keine Ribosomen dargestellt. *GA* Golgi-Apparat, *Cl* Cytolysosom, *Mit* Mitochondrion. Fix.: $OsO_4/KMnO_4$ (s. S. 572); Einb.: Mikropal; EV.: 1600; GV.: 6000

Abb. 8. a Cytolysosomen in den Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführgang des Hepatopankreas von *Astacus leptodactylus* Eschscholz. Die Cytolysosomen sind mit großer Wahrscheinlichkeit mit den lichtmikroskopisch sichtbaren Vakuolen identisch. *ER* Endoplasmatisches Reticulum, *Mit* Mitochondrion. Fix.: $OsO_4/KMnO_4$ (s. S. 572); Einb.: Mikropal; EV.: 6000; GV.: 15000. b Golgi-Apparat in den Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführgang des Hepatopankreas von *Astacus leptodactylus* Eschscholz. Der enge Zusammenhang von Golgi-Apparat, endoplasmatischem Reticulum und Mitochondrien ist erkennbar. *Mit* Mitochondrion, *ER* Endoplasmatisches Reticulum, *L* Lysosom. Fix.: $OsO_4/KMnO_4$ (s. S. 572); Einb.: Mikropal; EV.: 6000; GV.: 15000

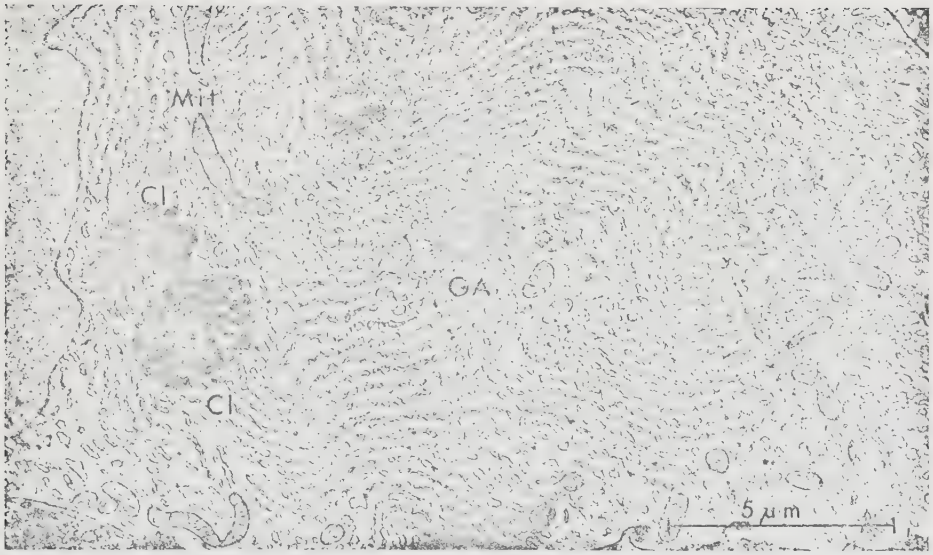


Abb. 7

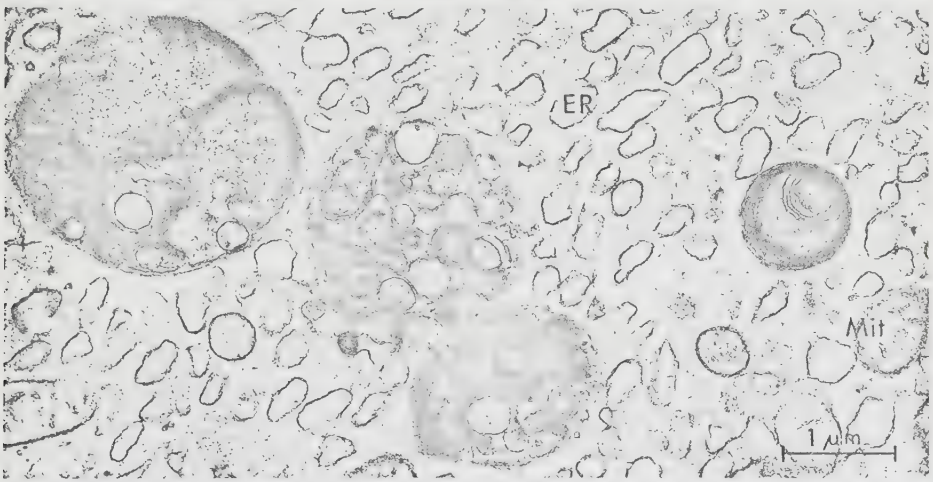


Abb. 8a

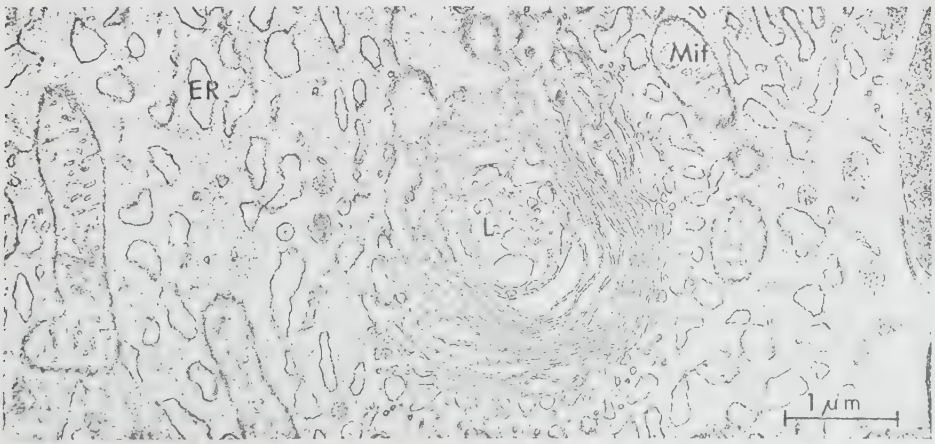


Abb. 8b

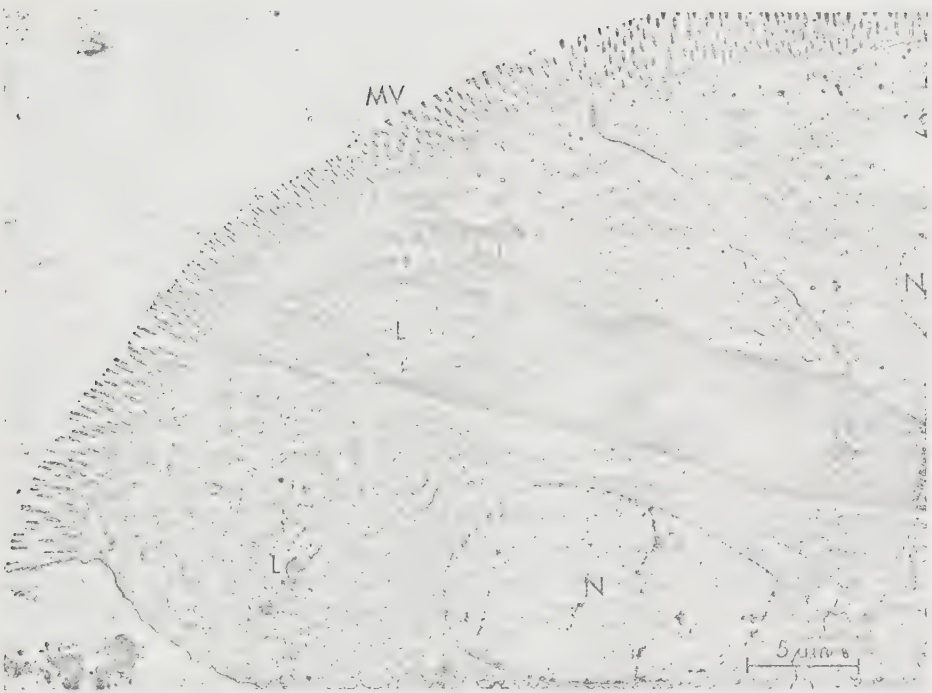


Abb. 9. Verschiedene Hydratationsstufen des Plasmas der Mitteldarm-Epithelzellen. Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Carcinus maenas* L. Die weniger hydratisierten Zellen sind gehäuft im basalen Teil des Epithels anzutreffen: Es handelt sich also um junge Regenerationszellen. *N* Nucleus, *L* Lysosom, *MV* Mikrovillisaum. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 1500; GV.: 4000

endoplasmatischen Reticulum stehen, sind in der mittleren Zellzone häufig. Erstere sind wahrscheinlich mit den lichtmikroskopisch beobachteten Vakuolen identisch (vgl. Schmidt, 1962). Im rectalen Mitteldarmdiverticulum — dies kommt bei den von mir untersuchten Arten nur bei *Homarus* und *Carcinus* vor — ist das endoplasmatische Reticulum stärker tubulär gebaut. Im apikalen Zellbereich sind insbesondere in den Hepatopankreas-Zuführgängen häufig 1–5 µm große Sekret- (oder Resorptions- ?)granula anzutreffen. Multivesikuläre Einschlüsse sind in der apikalen Mitochondrienzone regelmäßig vorhanden.

Im Mitteldarmepithel findet man Zellen verschiedener Elektronendichte. Diese Unterschiede beruhen mit großer Wahrscheinlichkeit auf unterschiedlichen Hydratationszuständen des Zellplasmas. Entsprechende Verhältnisse fanden Bargmann und Behrens (1968) im Epithel der Pylorusanhänge des Seesternes *Asterias rubens* L. Die weniger hydratisierten Zellen kommen im basalen Bereich des Epithels gehäuft vor und reichen meist nicht bis zum Darmlumen. Bei ihnen handelt es sich also vermutlich um junge Regenerationszellen. Die stärker hydratisierten Zellen haben eine geringere Zahl von Mikrovilli pro Flächeneinheit (Abb. 9). Die geschilderten Befunde legen die Annahme nahe, daß der Hydratationsgrad ein Ausdruck der Altersstufe der Zelle ist.

b) Mikrovillisaum. Nach meinen lichtmikroskopischen Befunden und nach zahlreichen Literaturangaben (z.B. v. Dehn, 1933; Mercer und Day, 1952) stand fest, daß der Mikrovillisaum der Zelle eine besonders enge Beziehung zu Bildung und Abscheidung der peritrophischen Membran hat. Aus diesem Grunde wurden die Mikrovillisäume der Epithelzellen der auf S. 583 angegebenen Mitteldarmabschnitte und Tiere elektronenmikroskopisch näher untersucht. Die Länge der Mikrovilli, der Durchmesser der Mikrovilli und die Zahl der Mikrovilli pro Flächeneinheit wurden ausgemessen. Angegeben sind Mittelwerte aus mehreren Messungen und soweit wie möglich aus mehreren Präparationen. In der Tabelle sind neben diesen Werten zum Vergleich noch „Wabenweite" und „Zahl der Waben pro Flächeneinheit" aus den Waben-Mikrofibrillentexturen (vgl. Georgi, 1969) angegeben. Alle diese Meßdaten an den Mikrovilli sollen nicht den Eindruck erwecken, es handele sich um statische Zellorganelle. So konnte z.B. Wessing (1965) zeigen, daß Mikrovilli im Zeitraum von Stunden gebildet und rückgebildet werden können. Eine durch Quellungsartefakte entstehende Verfälschung der Werte versuchte ich durch osmotische Anpassung der Fixationsgemische soweit wie möglich zu vermeiden. Elektronenmikroskopische Aufnahmen stellen natürlich eine subjektive Auswahl aus dem jeweiligen Präparat und den darin vorhandenen Zellstrukturen dar: die Ausmessung der Mikrovilli erfolgte jedoch nur an den häufig beobachteten Zustandsformen der Zellen, den stärker hydratisierten Zellen (s. S. 586).

Beim Vergleich der einzelnen Werte ist folgendes zu bemerken: Im Dorsaldiverticulum des Mitteldarms sind die Mikrovilli deutlich kleiner als im Mitteldarm-Rohrabschnitt und im Zuführgang des Hepatopankreas. Im rectalen Mitteldarmdiverticulum von *Carcinus* sind die Mikrovilli erheblich länger als im Mitteldarm-Rohrabschnitt. Die Zahl der Mikrovilli pro Flächeneinheit unterliegt innerhalb der verschiedenen Abschnitte des Mitteldarmes bei ein und derselben Art gewissen Schwankungen. Diese Unterschiede sind jedoch nicht signifikant. Signifikante Unterschiede dieses Wertes treten jedoch zwischen den untersuchten Astacura einerseits und den untersuchten Brachyura andererseits auf.

In Abb. 11 scheinen sich einige Mikrovilli in vesikuläre Abschnürungen aufzulösen; dabei dürfte es sich um ein Fixierungsartefakt handeln.

Die Mikrovilli in meinen Präparaten haben zentrale, in der Längsachse verlaufende Elemente (Abb. 10). Diese reichen etwa auf die doppelte Länge der Mikrovilli in das apikale Plasma des eigentlichen Zelleibes hinein (Abb. 11). Der Durchmesser der zentralen Elemente liegt bei 100 Å; es handelt sich wahrscheinlich nicht um die unter dem Ausdruck „Mikrotubuli" zusammengefaßten Bildungen von 230—270 Å Durchmesser. Die zentralen Elemente gehen anscheinend am distalen Ende des Mikrovillus in die Zellmembranen über (Abb. 12). Am distalen Ende des Mikrovillus kommt es häufig auch zu einer Anhäufung elektronendichten Materials (Abb. 10. 11); entsprechende Beobachtungen machten Bargmann und Beihrens (1968) an den Mikrovilli der Epithelzellen der Pylorusanhänge des Seesterns *Asterias rubens* L.

Auf Querschnitten von Mikrovilli (Abb. 14) erkennt man, daß jeweils mehrere zentrale Elemente ringartig angeordnet sind. Es handelt sich wahrscheinlich um 5—6 solcher Elemente, was man beim winkelverschobenen Aufeinanderkopieren

Tabelle. *Vergleich zwischen der Größe der Mikrovilli aus verschiedenen Mitteldarmbereichen und der Größe der „Waben" in den Wabentexturen von Mikrofibrillen bei einigen Decapoden*

Art	Bereich	Mikrovilli			„Waben"	
		d (µm)	l (µm)	MV · µm^{-2}	d (µm)	W · µm^{-2}
Homarus gammarus					0,14 ± 0,01	48 ± 4
	Dd	—	—	—		
	MR vorn	0,08 ± 0,01	2,5 ± 0,2	39 ± 4		
	hinten	0,08 ± 0,01	1,1 ± 0,1	34 ± 3		
	Dvg	0,06 ± 0,01	1,3 ± 0,1	46 ± 4		
	RD	0,12 ± 0,01	2,2 ± 0,2	32 ± 3		
Astacus leptodactylus					X	X
	Dd	0,12 ± 0,01	0,5 ± 0,1	27 ± 2		
	MR	0,12 ± 0,01	1,2 ± 0,1	25 ± 2		
	Dvg	0,12 ± 0,01	1,3 ± 0,1	30 ± 2		
Orconectes limosus					0,16*	35*
	Dd	0,08 ± 0,01	0,5 ± 0,1	33 ± 2		
	MR	0,09 ± 0,01	0,9 ± 0,1	36 ± 2		
	Dvg	—	—	—		
Carcinus maenas					0,26 ± 0,03	15 ± 2
	Dd	—	—	—		
	MR	0,14 ± 0,01	2,9 ± 0,2	17 ± 1		
	Dvg	0,15 ± 0,01	2,2 ± 0,2	18 ± 1		
	RD	0,15 ± 0,01	7,0 ± 1,0	18 ± 1		

d = Durchmesser; l = Länge; W = „Waben"; MV = Mikrovilli; Dd = Dorsales Mitteldarmdiverticulum; MR = Mitteldarm-Rohrabschnitt; Dvg = Zu- und Abführgang des Hepatopankreas (Mitteldarmdrüse); RD = Rectales Mitteldarmdiverticulum; X = bisher keine Wabentextur beobachtet; * = keine Fehlerangabe, da bisher nur einmal beobachtet; — = keine Präparate angefertigt.

mehrerer Einzelaufnahmen erschließen kann: leider war die Qualität der Aufnahmen bisher nicht gut genug, um die Zahl genau zu bestimmen.

Abb. 10. Zentrale Elemente in den Mikrovilli der Mitteldarm-Epithelzellen. Zuführung des Hepatopankreas von *Homarus gammarus* L. *Sl* Schlußleiste, *G* Grundsubstanz der peritrophischen Membran. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 7960; GV.: 20000

Abb. 11. Die zentralen Elemente reichen bis auf die doppelte Länge der Mikrovilli in das apikale Plasma der Mitteldarm-Epithelzellen hinein. Zuführgang des Hepatopankreas von *Homarus gammarus* L. Bei der vesikulären Abschnürung der Mikrovilli (Pfeil) handelt es sich eventuell um ein Artefakt. *G* Grundsubstanz der peritrophischen Membran. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 6000; GV.: 15000

Abb. 12. Die zentralen Elemente der Mikrovilli der Mitteldarm-Epithelzellen haben Kontakt mit der Zellmembran (Pfeil). Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Orconectes limosus* Rafinesque. *G* Grundsubstanz der peritrophischen Membran. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 16340; GV.: 50000

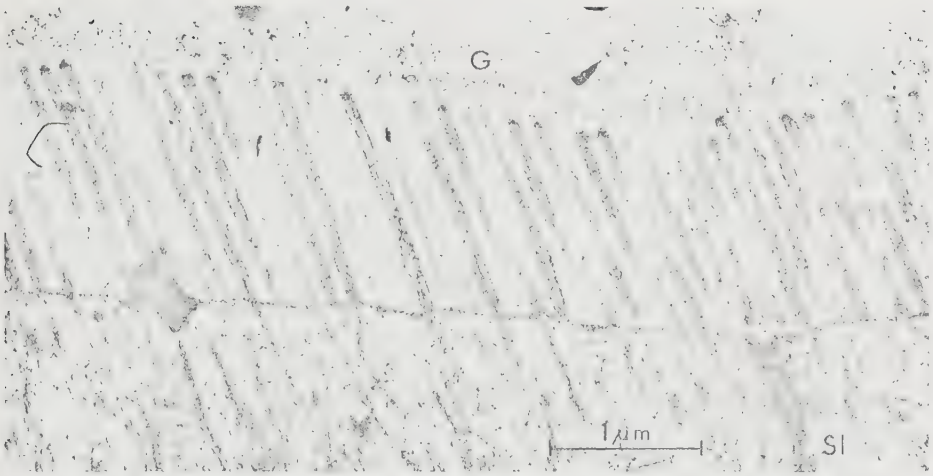


Abb. 10

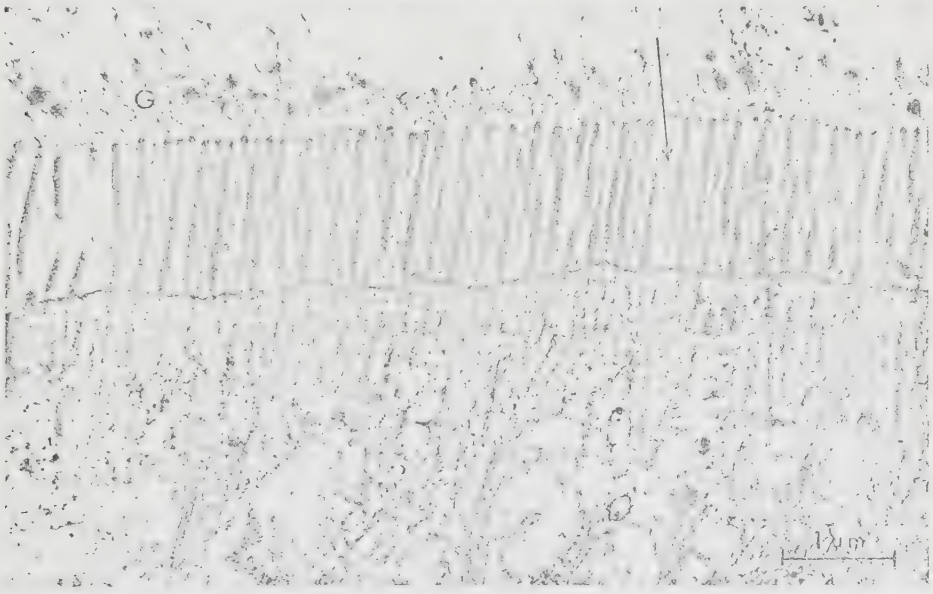


Abb. 11

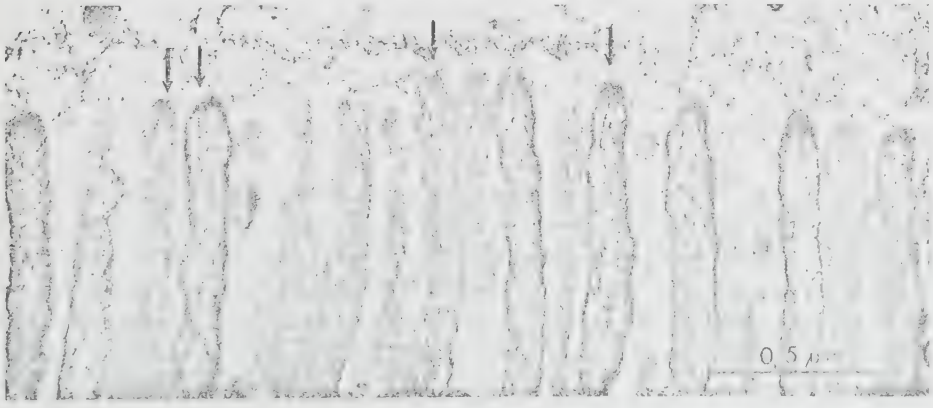


Abb. 12

Ähnlich dimensionierte zentrale Elemente in Mikrovilli zeigen z. B. auch Aufnahmen von Millington bei Threadgold (1967) und von Hourdry (1969). Mukherjee und Williams (1967) untersuchten die Mikrovilli des Intestinums der Maus: Hier sind in jedem Mikrovillus 25—40 zentrale Elemente von 60 bis 110 Å Durchmesser in dichtester hexagonaler Packung angeordnet. Die erheblich dichtere Packung dieser zentralen Elemente geht auch daraus hervor, daß der Durchmesser des Mikrovillus mit 0,1—0,15 µm nicht höher als bei den von mir untersuchten Objekten liegt.

Auf Querschnitten der Mikrovilli (Abb. 14) zeigt sich außerdem, daß die Zellmembran auch im proximalen Bereich des Mikrovillus mit dem filamentösen Netzwerk in Verbindung steht, das man distal auf Längsschnitten (Abb. 10 und 11) sieht. Das elektronenmikroskopische Bild erinnert stark an das des „surface coat", den Ito (1965) an den Längsschnitten der Mikrovilli verschiedener Darmepithelien beschrieb. Ähnliche Bilder veröffentlichten z. B. auch Fawcett (1965), Mukherjee und Williams (1967) und Bargmann und Behrens (1968).

Abb. 14 zeigt eine außerordentliche regelmäßige Anordnung der Mikrovilli. Es handelt sich um ein trigonales System (aus 3 Kurvenscharen). In diesem System kommen Störstellen vor, und zum Rand der Zelle hin verliert sich diese optimale Anordnung fast ganz zugunsten einer regellosen, lockeren Anordnung. Auf den möglichen Zusammenhang zwischen der optimalen, trigonalen Mikrovilli-Anordnung und der Bildung der Waben-Mikrofibrillentextur wird in der Diskussion (s. S. 595) näher eingegangen. Alle Werte für „Mikrovilli pro Flächeneinheit" in der Tabelle wurden aus solchen regelmäßigen Mikrovilli-Anordnungen errechnet.

c) Bildung der peritrophischen Membran. An den Längsschnitten der Mikrovilli sind mehrere Stadien der Bildung der peritrophischen Membran zu erkennen:

Stadium a. Am distalen Ende der Mikrovilli erfolgt die Abscheidung einer filamentösen „Grundsubstanz" (Abb. 10 und 11). Bemerkenswert ist die Übereinstimmung des elektronenmikroskopischen Bildes dieser Grundsubstanz mit dem „surface coat" (Ito, 1965). Diese Ähnlichkeit erstreckt sich auch auf den histochemischen Nachweis von Mucopolysacchariden am Mikrovillisaum (Abb. 4).

Stadium b. In dieser Grundsubstanzzone kommt es dann offenbar zur Polymerisation der Mikrofibrillen (Abb. 19a und b). Auf Grund ihrer chemischen Zusammensetzung (s. S. 580) sind die Mikrofibrillen im elektronenmikroskopischen Schnitt nur schwer kontrastierbar. Man erkennt sie meist erst bei Zusammenlagerung mehrerer Mikrofibrillen zu einem Strang von etwa 250 Å Stärke. Die Mikrofibrillen werden auf Längsschnitten der Mikrovilli quer getroffen. [Auf Querschnitten der Mikrovilli (Abb. 13) werden die Mikrofibrillen nicht etwa längs getroffen, sondern überhaupt nicht dargestellt: Mikrofibrillen liegen nur am distalen Ende, Querschnitte treffen die Mikrovilli aus Wahrscheinlichkeitsgründen aber weiter proximal.]

Stadium c. In diesem Stadium ist die Grundsubstanz nicht mehr in der weitverzweigten filamentösen Form vorhanden: stattdessen sind die Mikrofibrillen und insbesondere die Mikrofibrillenstränge deutlicher erkennbar (Abb. 20). Sie liegen innerhalb eines schmalen Grundsubstanzfilmes. Die filamentöse Grundsubstanz könnte eventuell zur Polymerisation der Mikrofibrillen verbraucht worden sein. Im Stadium c könnte man davon sprechen, daß die peritrophische Membran fertiggestellt ist.

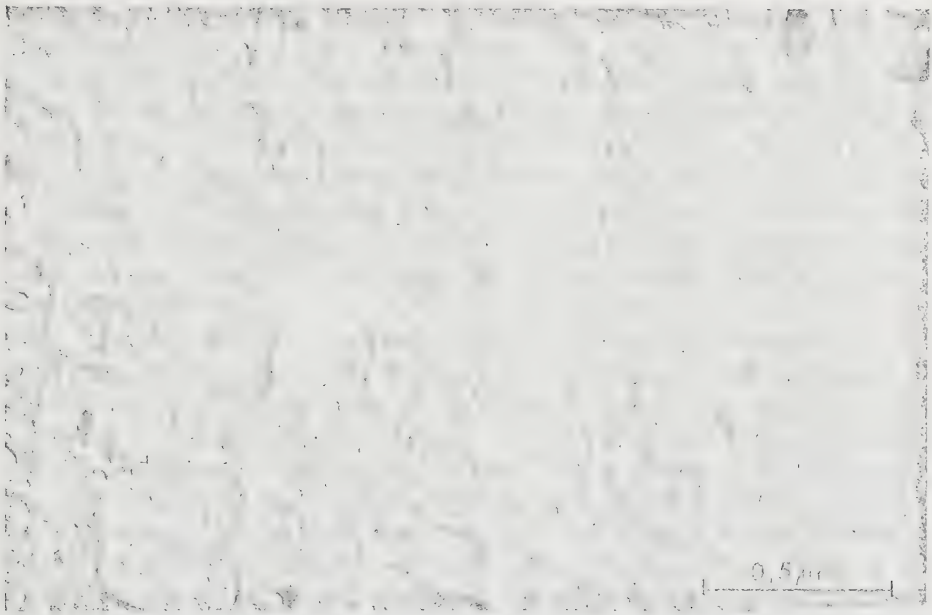


Abb. 13. Wabentextur der Mikrofibrillen in den peritrophischen Membranen von *Homarus gammarus* L. Schrägbedampftes elektronenmikroskopisches Flächenpräparat (Methode siehe Georgi, 1969). Die wabenbildenden Stränge von Mikrofibrillen sind im vorliegenden Fall relativ stark ausgeprägt. Unfixiert, unbehandelt; Bed.: Platin 20°; EV.: 7560; GV.: 50000

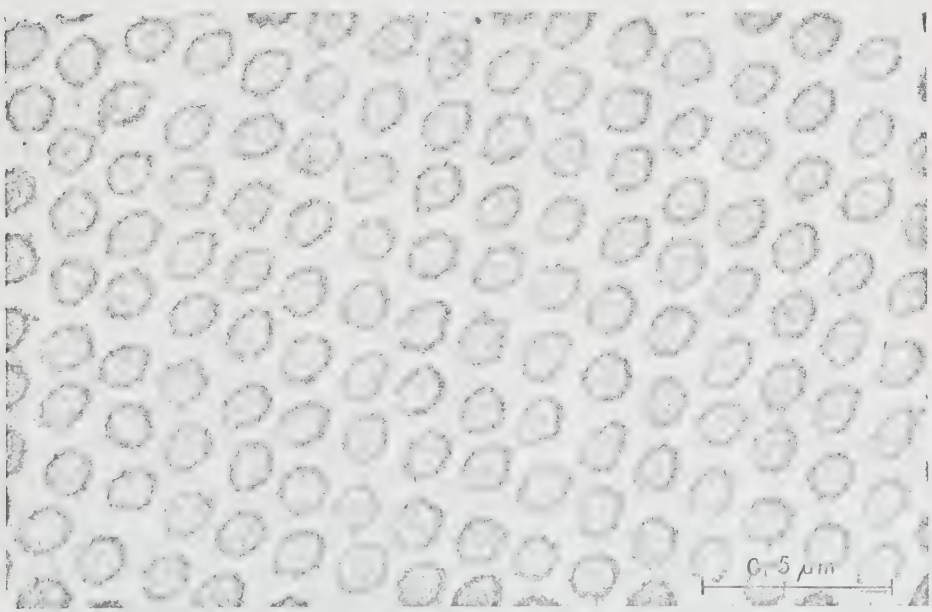


Abb. 14. Regelmäßige, trigonale Anordnung der Mikrovilli der Mitteldarm-Epithelzellen. Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Homarus gammarus* L. Die Zellmembran steht in Verbindung mit einer filamentösen Grundsubstanz. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 16020; GV.: 50000

Besondere Beachtung verdient der Abstand der Mikrofibrillenstränge (in Abb. 20 mit Pfeilen markiert). Man erkennt, daß diese Stränge nicht wahllos auftreten: es liegt eine enge Beziehung dieses Abstandes zum Durchmesser der Mikrovilli vor. Die Stränge liegen auch stets zwischen 2 Mikrovilli und nicht auf dem distalen Ende eines Mikrovillus, und zwar unabhängig von dem Winkel, der zwischen Schnittebene und der Reihe der Mikrovilli gebildet wird.

Stadium d. Das Abheben der peritrophischen Membran scheint mechanisch durch die Abscheidung flüssiger Sekrete zwischen den Mikrovilli zu erfolgen. Die elektronenmikroskopischen Bilder lassen jedoch eine einwandfreie Deutung des Abhebe-Prozesses noch nicht zu.

d) Enddarmepithel. Die Feinstruktur der Enddarmepithelien wurde nur beiläufig im Vergleich zu den Mitteldarmepithelien untersucht. Das Enddarmepithel scheidet eine mehrschichtige Cuticula ab. Insbesondere die Endocuticula ist stark entwickelt und zeigt auch im Schnitt den von den schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten (Georgi, 1969) bekannten mikrofibrillären Bau. Einzelheiten der Exo- und der sehr dünnen Epicuticula lassen sich wegen der erheblich höheren Osmiophilie daneben nur schwer darstellen. Die apikal in den Epithelzellen reichlich vorhandenen Mitochondrien zeigen an, daß es sich bei dem Enddarm keineswegs nur um einen „Ausführgang" für den Kot handelt; hier herrscht offenbar ein intensiver Stoffwechsel. Viele Autoren (z.B. Phillips, 1964; Phillips und Dockrill, 1968) wiesen nach, daß im Enddarm von Arthropoden anorganische Ionen und kleine Moleküle resorbiert werden, d.h. daß das Enddarmepithel an der Osmoregulation beteiligt ist. In den 6 Längswülsten des Enddarms ist eine ausgeprägte Muskulatur entwickelt; durch sie wird eine Peristaltik erzeugt, die den Kot caudad befördert. An der Basis der Längswülste liegt je eine Reihe von „Intestinal-Drüsen" (Janisch, 1924), die vor allem am Anfang des Enddarmes gehäuft auftreten und einen regelrechten Drüsenwulst bilden. In diesem Bereich nehmen die Kerne einen hohen Raumteil der Zelle ein. Einzelne Drüsenzellen sind reich an großen Sekretgranula.

Diskussion

1. Bildungstypen peritrophischer Membranen nach lichtmikroskopischen Untersuchungen

Die Lichtmikroskopiker unterscheiden 2 Bildungstypen der p. M.: Beim *Delaminationstyp* (Wigglesworth, 1939: Typ I; Waterhouse, 1953a und b: Typ II) bildet das gesamte Mitteldarmepithel oder ein Teil durch Delamination von der Epithelfläche die p. M. Peters (1968a) konnte durch seine Untersuchungen zeigen, daß der Delaminationstyp weit über das Tierreich verbreitet ist. Wegen der weiten Verbreitung und anderer ursprünglicher Merkmale ist es mit Wigglesworth (1939) sinnvoller, vom Delaminationstyp als Typ I zu sprechen.

Die vollständige Umhüllung der Nahrung mit p. M. kann auf verschiedene Weise entstehen: Entweder ist die Bildung über größere Bereiche des Mitteldarmes synchronisiert (z.B. *Liobunum rotundum*: Peters, 1967a) oder eine Synchronisation ist nur in kleinen Bereichen vorhanden. Extreme Synchronisation

zeigen z.B. auch Stechmücken (z.B. Stohler, 1957), was sogar zur Postulierung eines dritten Bildungstyps führte: Die Bildung wird jeweils durch eine Nahrungsaufnahme ausgelöst. Im Fall der von mir daraufhin untersuchten decapoden Crustaceen erstreckt sich die Synchronisation der Bildungszellen nur über kleinere Bereiche. Die vollständige, rohrartige Einhüllung der Nahrung mit p. M. entsteht dann durch Verklebung kleinerer Einheiten.

Der andere Hauptbildungstyp (Wigglesworth, 1939: Typ II; Waterhouse, 1953a und b: Typ I) ist dadurch gekennzeichnet, daß die Fähigkeit zur Bildung von p. M. *auf Zellen am Anfang des Mitteldarmes beschränkt* ist. Zweifellos handelt es sich um eine abgeleitete Bildungsweise. Die Angaben von Claus (1890) und Müller (1894) über die Bildung einer „Cuticula" des Mitteldarmes von einem Matrixzellring aus, können nur als früher Nachweis dieses Bildungsmodus bei Ostracoden gedeutet werden.

Die peritrophische Membran wird in visköser Form aus einer ringförmigen Spalte, die zwischen der Ösophaginalinvagination und dem Beginn des Mitteldarmes liegt, herausgedrückt (Wigglesworth, 1939/65). Dann erfolgt die Verfestigung zu einer homogenen Röhre, die also im Gegensatz zum Delaminationstyp auf ihrer ganzen Länge den gleichen Querschnitt haben muß.

In den beschriebenen Fällen (s. Wigglesworth, 1939/65) ist nicht ein einfacher Zellring vorhanden, vielmehr liegen in der Längsachse des Tieres mehrere Zellen hintereinander. Es ist bisher kein Fall beschrieben, in dem eine peritrophische Membran von einem einzelnen Zellring so abgegeben wird, daß die Fläche der peritrophischen Membran senkrecht zur Apikalfläche der abscheidenden Zelle steht. Nur so wäre aber bei kontinuierlicher Bildung eine echte Einschichtigkeit erklärbar.

Die Abscheidung der peritrophischen Membran erfolgt aber auch beim Bildungstyp II parallel zur Apikalfläche der Bildungszellen. Wenn sich die aus lichtmikroskopischen Befunden abgeleitete Einschichtigkeit der so gebildeten peritrophischen Membran auch elektronenmikroskopisch bestätigen lassen sollte, müßte man zu ihrer Erklärung eine Erscheinung, wie z.B. das „Appositionswachstum", heranziehen.

Häufig sind caudad ausgezogene Cuticulae der Ösophaginalinvagination mit p. M. dieses zweiten Bildungstyps verwechselt worden. (Schneiders „Trichter" bezeichnet beide Bildungen.) Das ist insofern verwunderlich, als sich eine Cuticula im Lichtmikroskop durch das unterschiedliche färberische Verhalten ihrer verschiedenen Schichten auszeichnet.

Wie Kümmel (1956a) und Peters (1969a) näher ausgeführt haben, sind sich verschiedene Autoren bei einzelnen Insektenarten nicht einig, welcher Bildungstyp vorliegt. Zweifellos kommen auch beide Bildungstypen nebeneinander vor, so z.B. bei *Apis mellifica* (Schreiber, 1956). Die elektronenmikroskopischen Übersichtsaufnahmen von Schnittpräparaten der p.M. von *Calliphora erythrocephala* (Smith, 1968; Tafel 85) sollen sogar eine Zuordnung der drei verschiedenen Schichten der p.M. zu unterschiedlichen Bildungstypen zulassen. Im elektronenmikroskopischen und molekularen Bereich sind unterschiedliche Bildungstypen schwer vorstellbar. Auch dies ist m.E. ein Hinweis darauf, daß die Unterteilung in 2 Bildungstypen recht willkürlich ist. Der Typ II ist sicherlich eine Reduktionsform des Typ I.

2. Bildung der wabenförmigen Mikrofibrillentextur

Mercer und Day (1952), Kümmel (1956a), de Mets (1962) und Peters (1966b, 1967a, b, c, 1968a, 1969a) lenkten die Erforschung der p. M. auf die Klärung der Ultrastruktur des Chitinanteils. Mit den Möglichkeiten der elektronenmikroskopischen Vergrößerung verschiebt sich aber auch die Art der Fragestellung nach der Bildung von p. M. Sie lautet jetzt: Wie kommt es zur Bildung der Mikrofibrillen, und wie entstehen die Texturtypen?

Aus theoretischen Überlegungen war offensichtlich, daß die Mikrofibrillen nicht in der Zelle polymerisieren und dann im polymerisierten Zustand die Zelle ohne Schädigung der Zellmembran verlassen können. Unter Hinzuziehung der Literatur über die chemische Zusammensetzung von p. M. geht aus meinen histochemischen (Georgi, 1969) und elektronenmikroskopischen Befunden folgender Modus der Fibrillenbildung hervor: Es wird eine aus Mucopolysacchariden, Proteinen und N-Acetyl-Glukosamin bestehende Grundsubstanz sezerniert. In dieser Zone kommt es dann, vermutlich durch ein Ektenzym katalysiert, zur Bildung der chitinhaltigen Mikrofibrillen. Daß es an der Grenze der Sekretzone zum Epithel zur Bildung der peritrophischen Membran kommt, hatte bereits v. Gorka (1914) vermutet.

Für die Ausrichtung von extrazellulären Cellulose-Mikrofibrillen werden die peripheren Plasmabereiche verantwortlich gemacht (Green, 1962, 1963). Nach neueren Angaben sollen die von Ledbetter und Porter (1963, 1964) beschriebenen Mikrotubuli die eigentliche Ursache der Ausrichtung sein. In den Mitteldarmepithelzellen der Decapoden kommen solche Mikrotubuli nicht vor. Die zentralen Elemente der Mikrovilli (Durchmesser 100 Å) haben aber nicht mit den Mikrotubuli (Durchmesser 230—270 Å) zu tun. Ein Richtmoment der zentralen Elemente der Mikrovilli auf die Mikrofibrillen ist auch nicht anzunehmen, da sie in einer anderen, um 90° gedrehten Ebene liegen. Vielleicht stehen die zentralen Elemente im Zusammenhang mit der Sekretion der Grundsubstanz oder von Bausteinsubstanzen.

Von der Cellulose ist eine andere Erklärungsmöglichkeit dafür beschrieben, daß sich die Mikrofibrillen tangential zur Zelle anordnen. Thiele (1964) erklärte dies durch die Ionotropie, die Ausrichtung der Mikrofibrillen unter dem Einfluß der elektrischen Felder eindiffundierender Ionen.

Zur Klärung der Entstehung eines bestimmten Texturtyps chitinhaltiger Mikrofibrillen in den p. M. bietet sich die Wabentextur der malacostracen Crustaceen an (Georgi, 1969). Soweit auch die Analogie zwischen p. M. und pflanzlichen Zellwänden geht, können die verschiedenen Theorien zur Entstehung der Mikrofibrillentextur in den sekundären Zellwänden, z.B. multinet-Theorie (Roelofsen, 1958), hier keine Anwendung finden, da „Waben"- und „Gittertextur" in Zellwänden völlig fehlen.

Von Mercer und Day (1952) stammt die Hypothese, daß die regelmäßige Anordnung der Mikrofibrillen in den „Wabentexturen" dadurch zustande kommt, daß die Mikrofibrillen proximal *zwischen* den Mikrovilli des abscheidenden Epithels gebildet werden. Peters (1969a) schließt sich dieser Auffassung an. Dies ist insbesondere für die von ihm bei Coleopterenlarven beobachteten „freien", d.h. nicht von einer „Streuungstextur" unterlegten „Wabentexturen" nicht unwahr-

scheinlich. Schon Abbildungen über die Bildung peritrophischer Membranen bei *Vespa* und *Cloëon* bei v. Dehn (1933, 1937) wären so deutbar, daß ein „Lochmuster" zwischen den Mikrovilli hervorgeschoben wird. Peters (1969a) fand jedoch bei Hymenopteren nie „freie Wabentexturen", sondern stets „Streuungstextur". Die Bildung einer „Streuungstextur" in der von v. Dehn gezeichneten Weise *zwischen* den Mikrovilli ist jedoch unvorstellbar. Falls sich die Abbildungen, z.B. elektronenmikroskopisch, bestätigen lassen, kann man sie nur so deuten, daß es sich um einen mikrofibrillenfreien Sekretschub handelt. Für die Entstehung der von mir bei malacostracen Crustaceen beobachteten wabenartig verstärkten Streuungstexturen (Georgi, 1969), möchte ich die Hypothese von Mercer und Day (1952) abwandeln:

Die Streuungstextur entsteht auf den Kopfflächen der Mikrovilli, die wabenartige Verstärkung wird am distalen Ende zwischen den Mikrovilli gebildet. Diese Theorie glaube ich, durch meine elektronenmikroskopischen Schnittpräparate zweifach wahrscheinlich gemacht zu haben:

1. An Längsschnitten der Mikrovilli erkennt man, daß die die wabenartigen Verstärkungen bildenden Mikrofibrillenstränge nicht wahllos auftreten. Sie liegen nur am distalen Ende und nur zwischen den Mikrovilli.

2. Auf Querschnitten der Mikrovilli wurde die Zahl der Mikrovilli pro Flächeneinheit bestimmt und in guter Übereinstimmung mit den aus schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten erhaltenen Werten „Waben pro Flächeneinheit" verglichen.

Die Entstehung der „Gittertextur" wäre ähnlich anzunehmen wie die der „Wabentextur". Bei Ausbildung der „Wabentextur" stünden die Mikrovilli „auf Lücke" (Schema: Abb. 15b und c; am Präparat: Abb. 13 und 14), bei „Gittertextur" „in Reih' und Glied" (Schema: Abb. 17b und c). Diese beiden Mikrovilli-Anordnungen stellen offenbar räumliche Optimierungen dar. Bei der Ausprägung der Texturtypen spielt auch das Verhältnis von „Mikrovillifläche" und „Zwischenraumfläche" eine Rolle. Abb. 18a zeigt den Verlauf der Stränge von Mikrofibrillen bei Ausfall eines einzelnen Mikrovillus in der Mikrovilli-Anordnung „auf Lücke" (Abb. 16b, c). Aus der trigonalen Mikrovilli-Anordnung wird eine hexagonale, das hexagonale Mikrofibrillensystem geht in ein trigonales über; entsprechendes wurde in Störstellen von Wabentexturpräparaten beobachtet. In Abb. 18b ist die „Mikrovillifläche" im Verhältnis zur Gesamtfläche gegenüber Abb. 16c verringert (ebenso in Abb. 18c gegenüber Abb. 17c): Man erkennt, daß 1 bzw. 2 zusätzliche Fibrillenrichtungen möglich wären. Diese Anordnung ist jedoch nicht realisiert, statt dessen wird bei den dargestellten Flächenverhältnissen eine Streuungstextur ohne erkennbare Verstärkungsrippen gebildet. Aus folgendem Grund wird auch bei der in Abb. 18d dargestellten Anordnung Streuungstextur gebildet: Hier ist der Anteil der „Mikrovillifläche" an der Gesamtfläche gegenüber Abb. 16b vergrößert. Zwischen den Mikrovilli können dann keine Verstärkungsrippen mehr verlaufen. Eine derartige Mikrovilli-Anordnung wird z. B. von Wissig und Graney (1968) dargestellt.

Die Stärke der wabenartigen Verstärkungen der „Streuungstextur" scheint abhängig von der Menge des angebotenen Futters und somit vielleicht von der Menge der zur Verfügung stehenden Bausteinsubstanzen. Es wird immer eine „Streuungstextur" gebildet und erst bei einer bestimmten Futtermenge eine

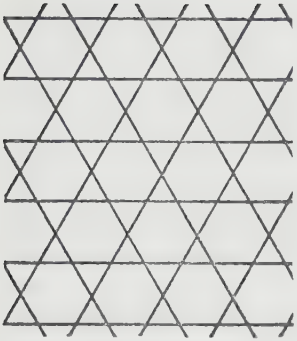


Abb.16a 'Wabentextur'

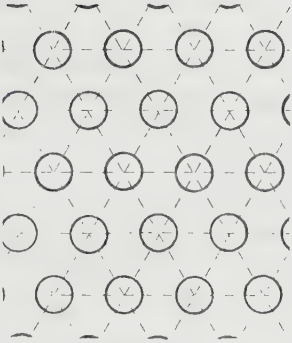


Abb.16b Mikrovilli "auf Lücke"

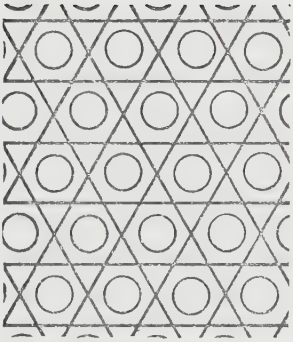


Abb.16c Fibrillenbildung

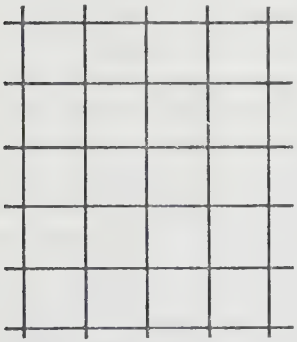


Abb.17a 'Gittertextur'

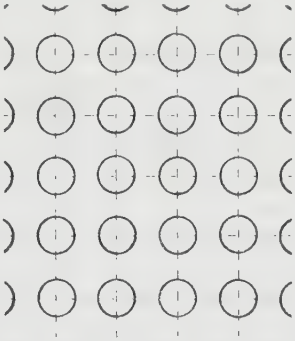


Abb.17b MV "in Reih' und Glied"

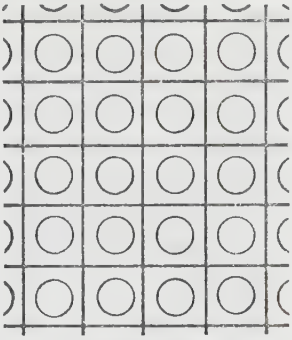


Abb.17c Fibrillenbildung

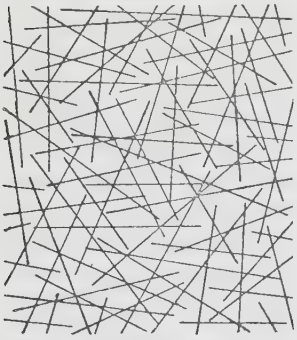


Abb.15 'Streuungstextur'

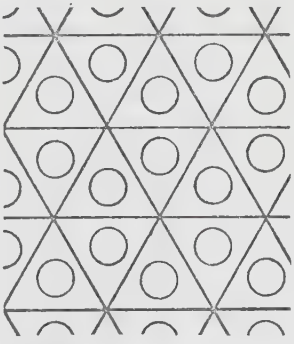


Abb.18a

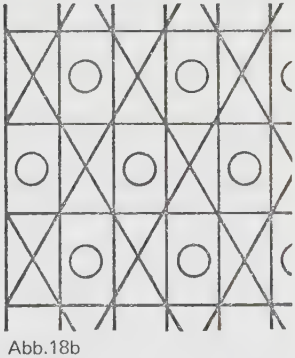


Abb.18b

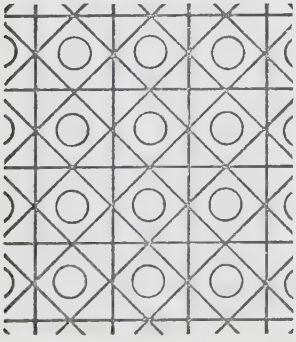


Abb.18c

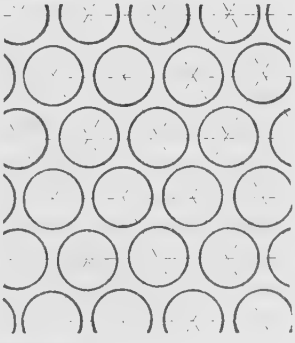


Abb.18d

Abb. 16a. Hexagonales System; 3 Kurvenscharen.
Abb. 16b. Trigonales System; 3 Kurvenscharen.
Abb. 17a. Orthogonales System; 2 Kurvenscharen.
Abb. 17b. Orthogonales System; 2 Kurvenscharen.
Abb. 18a-d. Geometrische Beziehungen zwischen Mikrovilli-Anordnung und Texturtyp bei Veränderung des Verhältnisses Mikrovillifläche zu Gesamtfläche

„Wabentextur". Hierin scheint ein Unterschied zu den von Peters (1969a) bei Coleopterenlarven beobachteten „freien" „Wabentexturen" und der von mir bei Notostracen gefundenen „Gittertextur" zu liegen: Bei *Triops cancriformis* Bosc. wird stets nur ein Gitter von Mikrofibrillenbündeln gebildet.

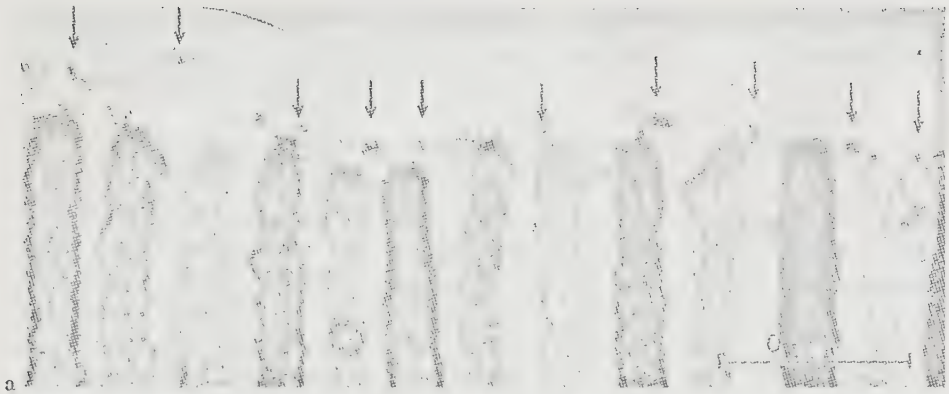
Bei den geschilderten Bildungsverhältnissen muß man notwendigerweise fordern, daß „Gitter"- oder „Wabentextur" niemals auftreten, wenn die peritrophische Membran von einem *einzigen* Zellring (s. S. 593) am Anfang des Mitteldarms aus gebildet wird und ihre Fläche senkrecht auf der Apikalfläche der Bildungszelle steht. Hier könnte die Polymerisation der Mikrofibrillen kontinuierlich verlaufen, während bei dem beobachteten Bildungsmodus nur eine schubweise Abgabe peritrophischer Membranen möglich ist.

3. Abhängigkeit der Bildung peritrophischer Membranen von der Nahrungsaufnahme

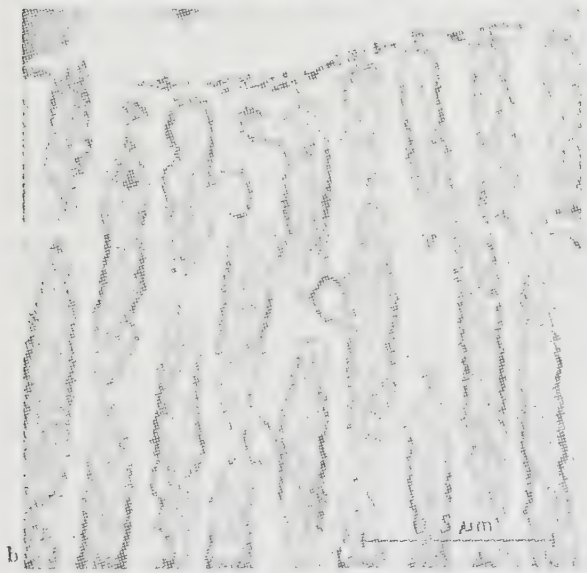
Die ausgeprägteste Form der Abhängigkeit der Bildung der p. M. von der Nahrungsaufnahme beschrieben Stohler (1957), Freyvogel und Stäubli (1965) sowie Freyvogel und Jaquet (1965) an Culiciden: Durch die Futteraufnahme ausgelöst, werden jeweils für eine Blutmahlzeit einzelne p. M. gebildet; in diesem Sack erfolgt die Verdauung. Diese extreme Abhängigkeit ist von vornherein nur für blut- bzw. pflanzensaftsaugende Tiere zu erwarten. Bei den decapoden Crustaceen ist eine solche Abhängigkeit nicht ausgeprägt. So bildeten Exemplare von *Orconectes limosus* Rafinesque, die während der sechs Monate des Winterhalbjahres nicht gefüttert worden waren, noch p. M., die in Form von leeren Schläuchen abgegeben wurden. Während dieses Zeitraumes ging anfangs die Menge der täglich produzierten p. M. augenscheinlich zurück, blieb dann aber etwa konstant. Obwohl das Trockengewicht der täglich abgegebenen Menge der p. M. unter 1 mg liegt, entsteht mit der Zeit doch ein nicht unerheblicher Substanzverlust, dessen stoffwechselphysiologische Bedeutung ungeklärt ist.

Um festzustellen, ob die Menge der gebildeten p. M. proportional zur Menge des aufgenommenen Futters ansteigt, müßte man die p. M. quantitativ präparieren können; dazu sehe ich jedoch keine Möglichkeit, da man bei hohem Reinigungsgrad nur einen unbekannt kleinen Anteil der p. M. erhält, andererseits bei geringerem Reinigungsgrad die Verunreinigungen mehr Substanz ausmachen als die eigentlichen Membranen. Einige Anzeichen sprechen dafür, daß die Dichte der Mikrofibrillentexturen mit der Futtermenge ansteigt.

Bei *Orconectes limosus* Rafinesque konnte keine Abhängigkeit des elektronenmikroskopischen Bildes der Mikrofibrillentextur der p. M. von der Art der Nahrung festgestellt werden. Dabei kamen allerdings nur solche Futtersubstanzen zur Anwendung, die der Krebs freiwillig annahm. Darunter waren immerhin so unnatürliche Substanzen wie Agar-Agar und Gelatine. Genauere Ergebnisse in dieser Richtung wären eventuell von Versuchen zu erwarten, bei denen die Einbaurate von markierten, in die Hämolymphe injizierten Bausteinsubstanzen der peritrophischen Membranen bestimmt wird. Angaben von Urich (1968) über Versuche von Speck mit markierter Glukose deuten darauf hin, daß die Gesamtmenge des von „Zwischenhäutungstieren" produzierten Chitins aber zu gering ist, um irgendwelche quantitativen Aussagen über die p. M. zu machen. Speck arbeitete die



a



b

Abb. 19a u. b. Stadien der Bildung der Mikrofibrillen der peritrophischen Membranen in der Grundsubstanz, die am apikalen Ende der Mikrovilli der Mitteldarm-Epithelzellen abgeschieden wird. a Einzelne quergeschnittene Stränge von Mikrofibrillen sind erkennbar (Pfeil). Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Carcinus maenas* L. Die Stränge stehen nicht wahllos, sondern stets zwischen zwei Mikrovilli. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 18800; GV.: 50000. b Flächiges Netzwerk von quergeschnittenen Mikrofibrillen. Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Carcinus maenas* L. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 18800; GV.: 50000

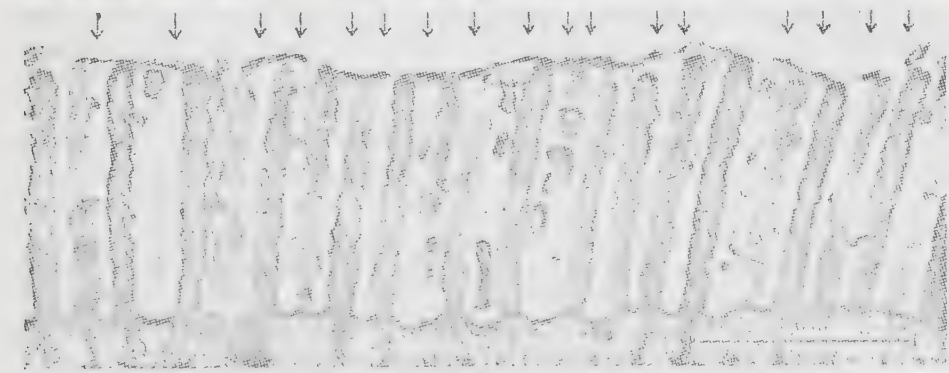


Abb. 20. Die peritrophische Membran ist gebildet. Das Mikrofibrillennetzwerk hat sich dicht zusammengelegt und ist von einem dünnen Grundsubstanzfilm überzogen. Die quergeschnittenen Stränge von Mikrofibrillen liegen nicht wahllos, sondern sind jeweils zwischen den Mikrovilli angeordnet. Das Abheben der peritrophischen Membran erfolgt wahrscheinlich durch Sekretion von Flüssigkeit. Hinterer Mitteldarm-Rohrabschnitt von *Homarus gammarus* L. Fix.: Sabatini/Palade; Einb.: Mikropal; EV.: 7800; GV.: 30000

Homogenate ganzer Tiere auf; eine Verbesserung der Aussagen ließe sich also auch hier nur durch eine Isolierung der p. M. erzielen, wobei der Reinheitsgrad aber keine so große Rolle spielen würde.

4. Literaturangaben über die Bildung peritrophischer Membranen bei „entomostracen" Crustaceen

Ältere Angaben über die Bildung der p. M. bei „entomostracen" Crustaceen liegen nur sehr vereinzelt vor: Claus (1890) und Müller (1894) geben an, daß die Myodocopida (Ostracoda) von wenigen Matrixzellen am Ende des Ösophagus aus eine „Cuticula" des Mitteldarmes bilden. Hierin ist wohl eine sehr frühe Erwähnung des später von Wigglesworth (1939) bei Insekten als Typ II beschriebenen Bildungsmodus zu sehen.

Die Angabe von Petricevic (1916), daß bei *Squilla mantis* auch in den Diverticula des Mitteldarmes eine chitinige Auskleidung vorhanden ist, läßt es als sicher erscheinen, daß hier die Bildung der p. M. durch Delamination vom gesamten Epithel (Typ I) erfolgt.

Aktuelle Angaben stammen von Güldner (1969), der den Intestinaltrakt von *Daphnia pulex* anhand von licht- und elektronenmikroskopischen Schnittpräparaten untersuchte. Das elektronenmikroskopische Bild der Mitteldarmepithelzellen zeigt eine weitgehende Übereinstimmung mit den von mir bei Decapoden beobachteten Verhältnissen. Sie tragen einen ca. 4 µm hohen Saum von Mikrovilli, die einen Durchmesser von 0,1—0,15 µm haben.

Güldner konnte im Mitteldarm die peritrophische Membran identifizieren. Sie liegt zu Beginn (Hinweis auf Bildungstyp II) und am Ende des Mitteldarmes dem Epithel besonders dicht an. An den Epithelzellen der Mitteldarmdiverticula fand er keine peritrophische Membran (auch ein Hinweis auf Bildungstyp II). Er nimmt einen anderen als den von mir bei Decapoden beobachteten Bildungsmodus für die peritrophische Membran von *Daphnia pulex* an: Die Substanz soll von sekretorischen Vesikeln geliefert werden; auf Grund ihrer geringen Elektronendichte wird angenommen, daß diese Mucopolysaccharide enthalten. Meine Ergebnisse lassen vermuten, daß hier eventuell nicht streng genug zwischen der „Bildung" und dem „Abheben" der fertigen peritrophischen Membran vom Mikrovillisaum unterschieden wird. Güldner präzisiert nicht, ob Bildungstyp I oder II vorliegt. Meines Erachtens deutet vieles auf Typ II, zumal er eine besondere, zottige, aber „epicuticula"-bedeckte Übergangszelle zwischen Vorder- und Mitteldarm fand, die auch in Zusammenhang mit der Bildung der peritrophischen Membran stehen könnte.

Zur Feinstruktur der peritrophischen Membran macht Güldner anhand der elektronenmikroskopischen Schnittpräparate die Angabe, daß es sich um ein filamentöses Gebilde handelt. Auf stark vergrößerten Aufnahmen glaubt er, hintereinandergeordnete Einheiten von 80 Å Durchmesser zu erkennen.

Bereits die Gleichsetzung der von ihm im elektronenmikroskopischen Schnittpräparat beobachteten filamentösen Gebilde mit den von mir in schrägbedampften elektronenmikroskopischen Flächenpräparaten der peritrophischen Membranen von *Daphnia pulex* gefundenen Mikrofibrille bereitet große Schwierigkeiten. Daher halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß die von Güldner beobachteten 80 Å-

Einheiten mit den in meinen schrägbedampften Flächenpräparaten auftretenden kugelförmigen Elementen (Georgi, 1969) identisch sind.

5. Vergleich peritrophischer Membranen mit ähnlichen Bildungen

a) „Surface coat". Der von Ito (1965) und Fawcett (1965) beschriebene „surface coat" ist in seinen elektronenmikroskopischen Struktur ein räumliches, teilweise filamentöses Netzwerk im Bereich apikaler Zellmembraneinfaltungen. Diese Mikrozotten sind sehr verschieden ausgeprägt (Komnick und Wohlfarth-Bottermann, 1966). Nach Itos Angaben ist der „surface coat" ein integraler Bestandteil der Zellmembran. Er kommt an freien Epithelien, insbesondere am Entoderm von Wirbeltieren vor. Wohlfarth-Bottermann (1960) fand Überzüge, die sich elektronenmikroskopisch ähnlich darstellen, auch auf der Zellmembran von Amöben. Chemische Bestandteile des „surface-coat" sind nach histochemischen Tests Itos (1965) Mucopolysaccharide. Im chemischen Aufbau ähnelt der „surface-coat" der Interzellularsubstanz (Róka, 1968). Da auch Proteine nachgewiesen wurden, geht meine Deutung dahin, daß es sich um das elektronenmikroskopische Abbild von Ektenzymen handeln könnte.

Mucopolysaccharidüberzüge der Zelle sind offenbar sehr weit verbreitet. Sie kommen z.B. bei *Asterias rubens* (Asteroidea) (Bargmann und Behrens, 1968), bei *Dero obtusa* (Oligochaeta) (Krall, 1968) und bei Cestoden (Read und Simmons, 1963) vor. Bennett (1963) faßt alle extrazellulären Polysaccharidabscheidungen unter dem Begriff „Glycocalyx" zusammen und erwähnt als Beispiel Bakterien- und Pflanzenzellwand, zonula pellucida des Säugereies, gruppenspezifische Substanzen der Säuger-Erythrozyten, Basalmembranen und Schleimüberzüge von Amöben.

Die peritrophische Membran ist im Stadium der Sekretion der Grundsubstanz von einem „surface coat" elektronenmikroskopisch nicht zu unterscheiden. Erst wenn es zur Bildung der Mikrofibrillen kommt, tritt ein anderes elektronenmikroskopisches Bild auf. Von der chemischen Zusammensetzung (Georgi, 1969) her liegt in der Mehrzahl der Fälle allerdings ein klarer Unterschied vor: Zusätzlich zu Mucopolysacchariden und Proteinen kommt das mikrofibrillenbildende Homoglycan Chitin vor. Falls allerdings im „surface coat" entsprechende Monosaccharide (N-Acetyl-Glukosamin) nachgewiesen würden, läge der Unterschied im Fehlen bzw. Vorhandensein der zugehörigen Polymerase.

Peters (1968a) konnte bei Wirbeltieren Membranen präparieren, die einerseits eine gewisse mechanische Haltbarkeit haben (also keinen ungeformten Schleim), denen andererseits aber Chitin und somit Mikrofibrillen fehlen. Wenn man bei diesen Objekten auch von „peritrophischen Membranen" spricht, fällt in der Definition der p. M. das Merkmal des Vorkommens des (polymeren) Homoglycans fort. Eine Abgrenzung zwischen p. M. und „surface coat" ist dann auf Grund der chemischen Zusammensetzung kaum noch möglich. Zweifellos ist das Vorkommen des Mucopolysaccharids am apikalen Zellende das umfassendere Merkmal gegenüber dem Vorkommen des Homoglycans. Um aber die nicht unerhebliche Veränderung der physikalischen und physiologischen Eigenschaften zu berücksichtigen, sollte man m.E. unter dem Oberbegriff der „entodermalen extrazellulären Mucopolysaccharidbildungen" peritrophische Membranen, Mucopolysaccharidmembranen, „surface coat" und ungeformten Schleim unterscheiden.

b) „Peritrophische Membranen" in den Malpighischen Gefäßen. Munk (1968a, b) beschreibt die Filterkammer der Kleinzikade *Euscelidius variegatus* Kbm. Das Epithel der Kryptonephridien, das Epithel des Filterkammerdarmes und das Epithel der Magentasche haben besonders gebaute Mikrozotten, nämlich hufeisenförmige Mikrovilli. Die übrigen Mitteldarmepithelien haben zylindrische Mikrovilli. Am apikalen Ende der hufeisenförmigen Mikrovilli entstehen in den Kryptonephridien Bildungen, die sich von den p. M. des Mitteldarmes elektronenmikroskopisch nicht unterscheiden lassen. Das elektronenmikroskopische Bild stimmt mit meinen Befunden an Decapoden überein und läßt eine Abgrenzung gegen einen „surface coat" durchaus zu. Leider wurde das Vorkommen von Chitin noch nicht überprüft.

Nach dem Wortgehalt ist der Begriff p. M. im vorliegenden Fall unangebracht. Andererseits legen die Verhältnisse den Verdacht nahe, daß die Malpighischen Gefäße hier entodermalen Ursprunges sind.

Sicherlich gehen aus dem Vorkommen von „p. M." in den Kryptonephridien auch einige Aussagen über die ursprüngliche Funktion der peritrophischen Membranen hervor: So kann z.B. von einer mechanischen Schutzfunktion in den Kryptonephridien keine Rede sein. Jedoch wäre hier eine Funktion im Rahmen des aktiven Transports bzw. der Osmoregulation durchaus sinnvoll.

c) Cuticula, insbesondere cuticuläre Darmauskleidungen bei Crustaceen. Beim Vergleich der p. M. mit den cuticulären Darmauskleidungen bei Crustaceen treten folgende Gemeinsamkeiten hervor (Georgi, 1969):

Vorhandensein von Protein.

Vorhandensein eines Homoglycans (Chitin).

Dieses Homoglycan ist in elektronenmikroskopisch darstellbaren Mikrofibrillen organisiert.

Die Abmessungen der Mikrofibrillen liegen in demselben Größenordnungsbereich.

Der Feinbau der Mikrofibrille ist elektronenmikroskopisch nicht unterscheidbar.

Die einfachen Texturtypen der Mikrofibrillen (Streuungstextur, Streuungstextur mit Einzelsträngen, Streuungstextur mit parallel geordneten Bezirken, Streuungstextur mit Vorzugsrichtung) stimmen überein.

Die Mehrzahl der Merkmale grenzt jedoch die p. M. klar gegen die cuticulären Darmauskleidungen ab.

Bildungsweise: Die p. M. werden ständig schubweise vom Epithel abgegeben. Die cuticulären Auskleidungen des Enddarmes werden nur jeweils bei der Häutung neugebildet. Interessant wäre in diesem Zusammenhang, ob Ecdyson eine Wirkung auf die Bildung der p. M. hat. Dabei müßte die Dosis so gering gewählt werden, daß noch keine Häutung ausgelöst wird.

Chemischer Bau: Mucopolysaccharide spielen in der peritrophischen Membran eine sehr viel herausragendere Rolle als in der Cuticula. Andererseits fehlen exakte Angaben über Lipoide in der peritrophischen Membran: bisher vermutete sie nur Adam (1965) bei *Myxine*.

Räumlicher Bau: Die Cuticula der Crustaceen ist in sehr viel geringerem Umfange untersucht worden als die der Insekten (s. Waterman, 1960). Außer der erhöhten Kalkinkrustierung werden jedoch keine größeren Abweichungen angenommen. Die Cuticula ist stets aus mehreren ungleichen Schichten aufgebaut.

Normalerweise ist die Epicuticula bei Insekten vierschichtig [Cement-, Wachs-, Cuticulin- und innere homogene Schicht (Locke, 1964)]. In der Endocuticula wird die äußere Lage nach der Häutung durch einen Protein-Sterol-Komplex sklerotisiert (Bildung der Exocuticula: Malek, 1963). Die größte Übereinstimmung zeigt die peritrophische Membran mit dem postecdysialen Anteil der Endocuticula. Dies gilt insbesondere für die zufällige Anordnung der chitinhaltigen Mikrofibrillen. Die p. M. sind, falls es sich um mehrschichtige Bildungen handelt, aus gleichförmigen Schichten aufgebaut. (Ausnahme: *Calliphora erythroaphala*; s. S. 593). In ihnen treten Texturtypen der Mikrofibrillen („Gittertextur", „Wabentextur") auf, die in den cuticulären Auskleidungen der Enddärme nie vorkommen, obgleich die cuticula-bildenden Epithelzellen auch apikale Zellmembraneinfaltungen haben können (Paulmann, 1969). Die cuticulären Auskleidungen der Enddärme sind durch andere spezifische Typen der Mikrofibrillentexturen ausgezeichnet („Zopftextur", „Parallelstrangtextur", „Paralleltextur"; Georgi, 1969). Auch einige Sonderbildungen sind typisch (Porenkanäle, Kleinporenfelder, Borsten).

Bei der von Halton und Owen (1968) im Magen von *Nucula sulcata* (Protobranchiata) als „Cuticula" beschriebenen Bildung dürfte es sich nach elektronenmikroskopischen Bild und histochemischen Eigenschaften um eine echte peritrophische Membran handeln.

6. Funktion peritrophischer Membranen

Angaben zur Funktion von p. M. sind häufig spekulativ, was aus der experimentellen Unzugänglichkeit der Fragestellung leicht erklärlich ist: So sind z. B. Ausschaltungsexperimente an p. M. kaum durchführbar. Man sollte klar trennen zwischen der ursprünglichen Funktion im Rahmen des Stoffwechsels der Zelle und sekundär übernommenen Aufgaben. Letztere sind häufig dargestellt worden (z. B. Wigglesworth, 1965; Peters, 1968a). So werden die Epithelzellen vor mechanischer Beschädigung durch Nahrungspartikel, aber auch chemisch vor eigenen Enzymen geschützt. Neben einer Filter- und eventuell auch einer Ultrafilter-Funktion wird der Befall mit Darmparasiten eingeschränkt.

Auf Grund von Feinstruktur, chemischer Zusammensetzung und Bildungsweise nehme ich an, daß es sich bei p. M. um einen Restausdruck der Omnipotenz der Zelle handelt, also eine Ersatzbildung des Entoderms für die Cuticula des Ektoderms, die als extrazelluläre Abscheidung in ihrer Feinstruktur auch der Zellwand der pflanzlichen Zelle vergleichbar ist.

Literatur

Adam, H.: Einige Beiträge zur Kenntnis des Darmes von *Myxine glutinosa* L. (Cyclostomata). Verh. dtsch. Zool. Ges. Kiel 1964. Zool. Anz., Suppl. 28, 311—319 (1965).

—, u. G. Czihak: Großes zoologisches Praktikum. Teil I: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Ein Laboratoriumshandbuch für Biologen, Mediziner und technische Hilfskräfte. Stuttgart: Gustav Fischer 1964.

Balbiani, E. G.: Études anatomiques et histologiques sur le tube digestiv des *Cryptops*. Archs. Zool. exp. gén. 8, 1—82 (1890).

Bargmann, W., u. B. Behrens: Über die Pylorusanhänge des Seesterns (*Asterias rubens* L.), insbesondere ihre Innervation. Z. Zellforsch. 84, 563—584 (1968).

Bennett, H. S.: Morphological aspects of extracellular polysaccharides. J. Histochem. Cytochem. **11**, 14—23 (1963).

Bütschli, O.: Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 4. Lfg.: Ernährungsorgane (Hrsgb. F. Blochmann und C. Hamburger). Berlin: Springer 1924.

Butt, F. H.: Embryology of *Sciara* (Sciaridae: Diptera). Ann. entomol. Soc. Amer. **27**, 565—579 (1934a).

— The origin of the peritrophic membrane in *Sciara* and the honeybee. Psyche (Stuttgart) **41**, 51—56 (1934b).

Campbell, F. L.: The detection and estimation of insect chitin; and the irrelation of chitinisation to hardness and pigmentation of the cuticula of the american cockroach, *Periplaneta americana* L. Ann. entomol. Soc. Amer. **22**, 401—426 (1929).

Chatton, E.: Les membranes péritrophiques des Drosophiles (Diptères) et des Daphnies (Cladocères); leur genèse et leur rôle a l'égard des parasites intestinaux. Bull. Soc. zool. France **45**, 265—280 (1920).

Claus, C.: Über die Organisation der Cypriden. Anz. Akad. Wien **8**, 55—60 (1890).

Dall, W.: The functional anatomy of the digestive tract of a shrimp *Metapenaeus bennettae* Racek u. Dall (Crustacea: Decapoda: Penaeidae). Aust. J. Zool. **15**, 699—714 (1967).

Darwin, C.: A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Lepadidae; or, pedunculated Cirripedes. London: The Ray Society 1851.

— A monograph on the sub-class Cirripedia, with figures of all the species. The Balanidae (or sessile Cirripedes); the Verrucidae, etc., etc., etc. London: The Ray Society 1854.

Dehn, M. v.: Untersuchungen über die Bildung der peritrophischen Membran bei den Insekten. Z. Zellforsch. **19**, 79—105 (1933).

Ertogroul, T.: Sur l'origine de la membrane péritrophique chez la ver à soie. C. R. Acad. Sci. (Paris) **188**, 652—654 (1929).

Farkas, B.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Histologie des Darmkanals der Copepoden. Acta Litt. Sient. R. Univ. hung. Francisco-Josephina (Sci. Nat.) **1**, 47—76 (1922).

Fawcett, D. W.: Surface specialisations of absorbing cells. Histochem. Soc. symp. on structure and function of cell surfaces, Chicago (Ill.) 1964. J. Histochem. Cytochem. **13**, 75—91 (1965).

Flasarová, M.: Die Morphologie des Magens einiger Arten der Familien Trichoniscidae Sars und Buddelundiellidae Verhoff (Isopoda, Oniscoidea). Věstn. čs. zool. Spol. **31**, 197—212 (1967).

Forster, G. R.: Peritrophic membrane in Caridea (Crustacea Decapoda). J. mar. Biol. Ass. U. K. **33**, 315—318 (1953).

Freyvogel, T. A., and C. Jaquet: The prerequisites of the formation of a peritrophic membrane in Culicidae females. Acta trop. (Basel) **22**, 148—154 (1965).

—, and W. Stäubli: The formation of the peritrophic membrane in Culicidae. Acta trop. (Basel) **22**, 117—147 (1965).

Gambrell, F. L.: The embryology of the black fly, *Simulium pictipes* Hagen. Ann. entomol. Soc. Amer. **26**, 641—671 (1933).

Gedigk, P., u. V. Totović: Biologische Strukturen. I. Histochemische Methoden. In: H. M. Rauen, Biochemisches Taschenbuch, 2. Aufl., 2. Teil., Kap. 9, S. 437—494. Berlin-Göttingen-Heidelberg-New York: Springer 1964.

Georgi, R.: Feinstruktur peritrophischer Membranen von Crustaceen. Z. Morph. Tiere **65**, 225—273 (1969).

Gorka, A. v.: Experimentelle und morphologische Beiträge zur Physiologie der Malpighischen Gefäße der Käfer. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. Tiere **34**, 233—338 (1914).

Green, P. B.: On mechanisms of elongation. In: M. Locke, Cytodifferentiation and macromolecular synthesis, p. 203—234. 21. Symp. Soc. development growth Asilomar California 1962. New York and London: Academic Press 1963.

— Mechanism for plant cellular morphogenesis. Science **138**, 1404—1405 (1962).

Güldner, F.-H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Intestinaltrakt von *Daphnia pulex*. Diss. Med. Fak. der F. U. Berlin 1969.

Haffer, K.: Zur Morphologie der Malacostraca: Der Kaumagen der Mysidacea im Vergleich zu dem verschiedener Peracarida und Eucarida. Helgoländer wiss. Meeresunters. **12**, 156—206 (1965).

Halton, D. W., and G. Owen: The fine structure and histochemistry of the gastric cuticle of the Protobranchiate bivalve, *Nucula sulcata* Bronn. Proc. malacol. Soc. Lond. **38**, 71—81 (1968).

Hering, M.: Die peritrophischen Hüllen der Honigbiene mit besonderer Berücksichtigung der Zeit während der Entwicklung des imaginalen Darmes. Ein Beitrag zum Studium der peritrophischen Membran bei Insekten. Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere **66**, 129—190 (1939).

Hirsch, G. C., u. W. Jacobs: Der Arbeitsrhythmus der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. I. Teil: Methodik und Technik. Der Beweis der Periodizität. Z. vergl. Physiol. **8**, 102—144 (1929).

Hotchkiss, R. D. (zit. nach Gedigk und Totović): Arch. Biochem. **16**, 131 (1948).

Hourdry: Ultrastructure de l'épithélium intestinal larvaire chez un Amphibien Anoure, *Alytes obstetricans* Laur. Z. Zellforsch. **94**, 574—592 (1969).

Ito, S.: The enteric surface coat on cat intestinal microvilli. J. Cell Biol. **27**, 475—491 (1965).

Jacobs, W.: Untersuchungen über die Cytologie der Sekretbildung in der Mitteldarmdrüse von *Astacus leptodactylus*. Z. Zellforsch. **8**, 1—62 (1928).

Janisch, E.: Der Bau des Enddarmes von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). Ein Beitrag zur Morphogenese der Decapoden. Z. wiss. Zool. **121**, 1—63 (1924).

Jordan, H. J.: Die Phylogenese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der Malacostraca. Verh. dtsch. zool. Ges. Frankfurt **1909**, 255—266.

—, u. G. C. Hirsch: Übungen aus der vergleichenden Physiologie: Atmung, Verdauung, Blut, Stoffwechsel, Kreislauf, Nervenmuskelsystem. Berlin: Springer 1927.

Kaestner, A.: Lehrbuch der speziellen Zoologie, Bd. I, Wirbellose, 2. Teil, Crustacea, 2. Aufl. Stuttgart: Gustav Fischer 1967.

Komnick, H., u. K.-E. Wohlfarth-Bottermann: Morphologie des Cytoplasmas. Fortschr. Zool. **17**, 1—154 (1966).

Krall, J. F.: The cuticle and epidermal cells of *Dero obtusa* (family Naidae). J. Ultrastruct. Res. **25**, 84—93 (1968).

Krüger, P., u. E. Graetz: Die Fermente des Flußkrebs-Magensaftes. Ein Beitrag zur Chemie der Verdauungsvorgänge bei Wirbellosen. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere **45**, 463—514 (1929).

Kümmel, G.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die chitinösen Auskleidungen der verschiedenen Abschnitte des Insektendarmes. Z. Morph. Ökol. Tiere **45**, 309—342 (1956a).

Kusmenko, S.: Über die postembryonale Entwicklung des Darmes der Honigbiene und die Herkunft der larvalen peritrophischen Hüllen. Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere **66**, 463—530 (1940).

Ledbetter, M. C., and K. R. Porter: A "microtubule" in plant cell fine structure. J. Cell Biol. **19**, 239—250 (1963).

— — Morphology of microtubules of plant cells. Sience **144**, 872—874 (1964).

Lillie, R. D. (zit. nach Gedigk und Totović): Bull. int. Ass. med. Mus. **27**, 23 (1947).

Locke, M.: The structure and formation of the integument in insects. In: M. Rockstein, The physiology of insects, Vol. III, Part C: The insect and the environment-homeostasis, II. Chap. 7, p. 380—470. New York and London: Academic Press 1964.

Luft, J. H.: Permanganate — a new fixative for electron microscopy. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 799—801 (1956).

Lyonet, P.: Traité anatomique de la Chenille, qui ronge le bois de saule, augumenté, d'une explication abrégé des planches et d'une description de l'instrument et des outils dont l'auteur s'est servi, pour anatomisuer à la loupe et au microscope, et pour determiner la force de ses verres, suivant les regles d l'optique et mechaniquement. La Haye, Auteur 1762.

Malek, S. R. A.: Chitin in the hyaline exocuticle of the scorpion. Nature (Lond.) **198**, 301—302 (1963).

Mazia, D., P. A. Brewer, and M. Alfert: The cytochemical staining and measurement of protein with mercuric bromphenol blue. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **104**, 57—67 (1953).

McManus, J. F. A.: Histological demonstration of mucin after periodic acid. Nature (Lond.) **158**, 202 (1946).

Mercer, E. H., and M. F. Day: The fine structure of the peritrophic membranes of certain insects. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole **103**, 384—394 (1952).

Mets, R. de: Submicroscopic structure of the peritrophic membrane in Arthropods. Nature (Lond.) **196**, 77—78 (1962a).

Müller, G. W.: Ostracoden. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. 21. Monographie. Berlin: R. Friedländer u. Sohn 1894.

Mukherjee, T. M., and A. W. Williams: A comparative study of the ultrastructure of microvilli in the epithelium of the small and large intestine of mice. J. Cell Biol. **34**, 447—461 (1967).

Munk, R.: Licht- und elektronenmikroskopische Befunde an der Filterkammer der Kleinzikade *Euscelidius variegatus* Kbm. (Jassidae). Verh. dtsch. zool. Ges. Heidelberg 1967. Zool. Anz., Suppl. **31**, 519—527 (1968a).

— Über den Feinbau der Filterkammer der Kleinzikade *Euscelidius variegatus* Kbm. (Jassidae). Z. Zellforsch. **85**, 210—224 (1968b).

Palade, G. E.: A study of fixation for electron microscopy. J. exp. Med. **95**, 285—298 (1952).

Paulmann, W.: Zur Feinstruktur des Rectalkomplexes von *Attagenus piceus* Ol. (Dermestidae, Coleoptera). Diss. der Math.-Nat. Fak. der F. U. Berlin, 1969.

Pearse, A. G. E.: Theoretical and applied histochemistry. 2. ed. London: J. & A. Churchill 1960.

Peters, W.: Chitin in Tunicata. Experientia (Basel) **22**, 820 (1966a).

— Vorkommen und Funktion peritrophischer Membranen. Vortrag vor dem Colloquium am Zool. Inst. d. Univ. Würzburg 1966b (unveröffentlicht).

— Bildung und Struktur peritrophischer Membranen bei Phalangiiden (Opiliones, Chelicerata). Z. Morph. Ökol. Tiere **59**, 134—142 (1967a).

— Peritrophische Membranen im Tierreich. Umschau **1967**, 766 (b).

— Zur Frage des Vorkommens und der Definition peritrophischer Membranen. Verh. dtsch. zool. Ges. Göttingen 1966. Zool. Anz., Suppl. **30**, 142—152 (1967c).

— Vorkommen, Zusammensetzung und Feinstruktur peritrophischer Membranen im Tierreich. Z. Morph. Tiere **62**, 9—57 (1968a).

— Elektronenmikroskopische Untersuchungen an chitinhaltigen Materialien. Umschau **1968**, 596—597 (b).

— Elektronenmikroskopische Untersuchungen an chitinhaltigen Strukturen. Verh. dtsch. zool. Ges. Heidelberg 1967. Zool. Anz., Suppl. **31**, 681—695 (1968c).

— Textur der chitinhaltigen Mikrofibrillen auf der Oberseite des Fächerlungensäckchens einer Vogelspinne. Naturwiss. Rdsch. (Stuttg.) **21**, I—III (1968d).

— Vergleichende Untersuchungen über die Feinstruktur peritrophischer Membranen von Insekten. Z. Morph. Tiere **64**, 21—58 (1969a).

— Die Feinstruktur der Kutikula von Atemorganen einiger Arthropoden. Z. Zellforsch. **93**, 336—355 (1969b).

Petricevic, P.: Der Verdauungstrakt von *Squilla mantis* Rond. Zool. Anz. **46**, 186—198 (1916).

Phillips, J. E.: Rectal resorption in the desert locust *Schistocerca gregaria* Forskål. I. Water. J. exp. Biol. **41**, 15—38 (1964).

—, and A. A. Dockrill: Molecular sieving of hydrophilic molecules by the rectal intima of the desert locust (*Schistocerca gregaria*). J. exp. Biol. **48**, 521—532 (1968).

Quintarelli, G., J. E. Scott, and M. C. Dellovo: The chemical and histochemical properties of alcian blue. II. Dye binding of tissue polyanions. Histochemie **4**, 86—98 (1964).

Ramdohr, K. A.: Abbildungen zur Anatomie der Insekten. 1. Heft: Taf. I—VIII (1809); 2. Heft: Taf. IX—XVI (1809); 3. Heft: Taf. XVII—XXIV (1810); 4. Heft: Taf. XXV—XXX (1810). Halle: J. Ch. Hendel 1809—1810.

— Abhandlung über die Verdauungswerkzeuge der Insecten. Halle: J. Ch. Hendel 1811.

Read, C. P., and J. E. Simmons: Biochemistry and physiology of tapeworms. Physiol. Rev. **43**, 263—305 (1963).

Reimer, L.: Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden, 2. Aufl. Berlin-Göttingen-Heidelberg-New York: Springer 1967.

Reynolds, E. S.: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**, 208—212 (1963).

Ringel, M.: Zur Morphologie des Vorderdarmes (Schlund und Magen) von *Astacus fluviatilis* (*Potamobius astacus* L.). Z. wiss. Zool. **123**, 498—554 (1924).

Roelofsen, P. A.: Cell-wall structure as related to surface growth. Some supplementary remarks on multinet growth. Acta bot. neerl. **7**, 77—89 (1958).

Róka, L.: Intermediärer Stoffwechsel. In: W. Kükenthal (Bgrd.), fortges. v. T. Krumbach (Hrsgb. J.-G. Helmcke, D. Starck und W. Wermuth) Handbuch der Zoologie, Bd. VIII, **4** (1), S. 1—106. Berlin: Walter de Gruyter & Co. 1968.

Ruthmann, A.: Methoden der Zellforschung. Stuttgart: Kosmos-Gesellschaft der Naturfreunde. Franckhsche Verlaghandlung 1966.

Ryter, A., et E. Kellenberger: L'inclusion au polyester pour l'ultramicrotomie. J. Ultrastruct. Res. **2**, 200—214 (1958).

Sabatini, D. D., K. Bensch, and R. J. Barnett: Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. J. Cell Biol. **17**, 19—58 (1963).

Schmidt, W.: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die intracelluläre Verarbeitung von Vitalfarbstoffen. Z. Zellforsch. **58**, 573—637 (1962).

Schneider, A.: Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beitr. **2**, 82—96 (1890).

Schreiber, M.: Die Abhängigkeit der Bildung der peritrophischen Hüllen von der Art der gebotenen Nahrung. Nach Untersuchungen an den Arbeiterinnen von *Apis mellifica* L. Zool. Beitr., N. F. **2**, 1—50 (1956).

Scott, J. E., G. Quintarelli, and M. C. Dellovo: The chemical and histochemical properties of alcian blue. I. The mechanism of the alcian blue staining. Histochemie **4**, 73—85 (1964).

Siewing, R.: Untersuchungen zur Morphologie der Malacostraca (Crustacea). Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog. Tiere **75**, 39—176 (1957).

Sjöstrand, F. S.: Critical evaluation of ultrastructure patterns with respect to fixation. In: R. J. C. Harris, The interpretation of ultrastructure. Symp. intern. Soc. cell biol. vol. I, p. 47—68. New York and London: Academic Press 1962.

Smith, D. S.: Insect cells. Their structure and function. Chap.: The fore-gut, midgut and peritrophic membrane, p. 223—262. Edinburgh: Oliver & Boyd 1968.

Steedman, H. F.: Alcianblue 8 GS: a new stain for mucin. Quart. J. micr. Sci. **91**, 447—479 (1950).

Stohler, H. R.: Analyse des Infektionsverlaufes von *Plasmodium gallinaceum* im Darme von *Aedes aegypti*. Acta trop. (Basel) **14**, 302—352 (1957).

Strugger, S.: Die Uranylacetat-Kontrastierung für die elektronenmikroskopische Untersuchung der Pflanzenzellen. Naturwissenschaften **43**, 357—358 (1956).

Tahmisian, T. N.: Use of freezing point depression method of adjust the tonicity of fixing solutions. J. Cell Biol. **19**, 69A (1963); J. ultrastruct. Res. **10**, 182—188 (1964).

Thiele, H.: Ordnen von Fadenmolekülen durch Ionendiffusion — ein Prinzip der Strukturbildung. Protoplasma (Wien) **58**, 318—341 (1964).

Threadgold, L. T.: The ultrastructure of the animal cell. Internat. ser. monographs pure applied biol., vol. 37. Oxford-London-Edinbourgh-New York-Toronto-Sidney-Paris-Braunschweig: Pergamon Press 1967.

Urich, K.: Biochemie der decapoden Crustaceen. Zool. Colloquium der Zool. Inst. F. U. Berlin 1968 (unveröffentlicht).

Waterhouse, D. F.: The occurrence and significance of the peritrophic membrane, with special reference to adult Lepidoptera and Diptera. Aust. J. Zool. **1**, 299—318 (1953a).

— Occurrence and endodermal origin of the peritrophic membrane in some insects. Nature (Lond.) **172**, 676—677 (1953b).

Waterman, T. H.: The physiology of Crustacea, vol. I, Metabolism and growth (1960); vol. II, Sens organs, integration, and behavior (1961). New York and London: Academic Press 1960/61.

Weel, P. B. van: On the secretion of digestive enzymes by the marine crab *Thlamita crenata*. Z. vergl. Physiol. **43**, 567—577 (1960).

Wessing, A.: Die Funktion der Malpighischen Gefäße. In: K. E. Wohlfarth-Bottermann, Funktionelle und morphologische Organisation der Zelle: Sekretion und Exkretion, S. 228—268. 2. wiss. Konf. Ges. dtsch. Naturforsch. Ärzte Schloß Reinhardsbrunn bei Friedrichsroda 1964. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1965.

Wigglesworth, V. B.: Digestion in the Tse-Tse-fly: A study of structure and function. Parasitology **21**, 288—321 (1929).
— The formation of the peritrophic membrane in insects, with special reference of the larvae of mosquitoes. Quart. J. micr. Sci. **73**, 593—616 (1930).
— Digestion in *Chrysops silacea* Aust. (Diptera, Tabanidae). Parasitology **23**, 73—76 (1931).
— Insect physiology. Methuen's monographs on biological subjects, 1. ed. (1934); 2. ed. (1938); 3. ed. (1946); 4. ed. (1950); 5. Ed. revised and reset (1956). London: Methuen & Co., Ltd.; New York: John Wiley & Sons, Inc. 1934—1956.
— The principles of insect physiology, 1. ed. (1939); 2. ed. (1944); 3. ed. (1947); 4. ed. revised (1950); 5. ed. with addenda (1953); 6. ed. revised (1965). London: Methuen & Co., Ltd.; New York: E. P. Dutton & Co. Inc. 1939—1965.
— Physiologie der Insekten. Dtsch. Übers. v. M. Lüscher, 1. Aufl. (1955); 2. Aufl. (1959). Basel und Stuttgart: Birkhäuser 1955/59.
Wissig, S. L., and D. O. Graney: Membrane modifications in the apical endocytic complex of ileal epithelial cells. J. Cell Biol. **39**, 564—579 (1968).
Wohlfarth-Bottermann, K.-E.: Die elektronenmikroskopische Untersuchung cytoplasmatischer Strukturen. Verh. dtsch. zool. Ges. Münster 1959. Zool. Anz., Suppl. **23**, 393—419 (1960).
Yasuma, A., and T. Ichikawa: Ninhydrin-Schiff and alloxan-Schiff staining. A new histochemical staining method for protein. Nagoya J. med. Sci. **15**, 96—102 (1952); J. Lab. clin. Med. **41**, 296—299 (1953).
Yonge, C. M.: The mechanism of feeding, digestion, and assimilation in *Nephrops norvegicus*. Brit. J. exp. Biol. **1**, 343—389 (1924).

Dr. Rudolf Georgi
1 Berlin-Grunewald
Griegstraße 37

Universitätsdruckerei H. Stürtz AG Würzburg
Printed in Germany

Lebenslauf

Ich, RUDOLF GEORGI, wurde am 23. August 1943 als erstes Kind des damaligen Majors im Generalstab der Luftwaffe, FRIEDRICH GEORGI und seiner Ehefrau ROSEMARIE GEORGI, geb. OLBRICHT, in Dresden geboren und dort ev. getauft.

Von 1949 bis 1953 besuchte ich die Evangelische Schule in Berlin-Steglitz und von 1953 bis 1962 das Evangelische Gymnasium zum Grauen Kloster in Berlin-Grunewald. Dort erlangte ich am 27. Februar 1962 das Zeugnis der Reife.

Seit dem 18. Juni 1962 bin ich bei der Fachschaft Zoologie an der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Freien Universität Berlin immatrikuliert. Am 25. Mai 1965, im 7. Fachsemester, bestand ich die Vorprüfung zur Diplomprüfung.

Meine Ausbildung war ausgerichtet auf den Beruf eines wissenschaftlichen Verlagsbuchhändlers. Ich beabsichtige, diesem Beruf in dem Familienbetrieb, der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, nachzugehen. Nach dem II. Weltkrieg war auch mein Vater der Firma beigetreten. Der Schwerpunkt der verlegerischen Tätigkeit der Verlagsbuchhandlung Paul Parey liegt auf dem Gebiet der angewandten Naturwissenschaften.